# ACTA BIOLOGICA

## ACADEMIAE SCIENTIARUM HUNGARICAE

ADIUVANTIBUS

I. BOROS, B. FALUDI, N. GIMESI, S. JÁVORKA,
R. MAUCHA, Á. SOÓS, Á. ZIMMERMANN, B. ZÓLYOMI

REDIGIT

R. RÁPAICS

OMUS I. FASCICULUS 1—4.

MAGYAR TUDOMÁNYOS AKADÉMIA
BUDAPEST, 1950

Akadémiai Kiadó Budapest, VI., Sztálin-út 31. Felelős: Mestyán János

Budapest nyomda, Gerlóczy-u. 2. — 9066 — Felelős vezető: ifj. Puskás Ferenc

# ВСТУПЛЕНИЕ

Обновление Венгерской Академии Наук открыло новую главу в истории венгерской науки. Ученые Венгрии всеми силами стремятся служить делу народа и своими исследованиями способствовать созидательному труду построения социализма. Венгерская Народная Республика оказывает развитию научной жизни нашей страны громадную материальную и моральную помощь и наука пользуется в нашей родине таким уважением и такой поддержкой, как еще никогда в нашей истории. Одной из характерных черт нашей обновленной науки является связь между научной теории и практической жизнью. Это взаимодействие оказывает серьезное, плодотворное влияние на развитие нашей науки.

Венгерская Академия Наук поставила себя целью изданием новой серии Acta Biologica способстовать углублению международных связей прогрессивной науки, дальнейшему развитию науки, делу мира и прогресса и дружбы народов.

# INTRODUCTION

La renaissance de l'Académie des Sciences de Hongrie ouvre un nouveau chapitre dans l'histoire des sciences hongroises. Les savants hongrois font tous leurs efforts pour servir la cause du peuple travailleur et aider par leurs travaux de recherche le travail créateur de l'édification du socialisme. La République Populaire Hongroise contribue largement, matériellement et moralement, au développement de la vie scientifique de notre pays. Dans notre pays, le travail scientifique jouit d'une estime et d'un soutien tels qu'il n'en a encore jamais joui au cours de notre histoire. Une des caractéristiques de notre vie scientifique renaissante est le contact entre la vie scientifique et la vie pratique de notre pays. Cette influence réciproque se fait fructueusement sentir dans le développement de notre vie scientifique.

Le but de l'Académie des Sciences de Hongrie, en publiant la nouvelle serie des Acta Biologica, est de contribuer par là au développement des relations internationales de la science progressiste, au développement de la science, à la defense de la Paix et du progrès, et au développement de l'amitié entre les peuples.

# INTRODUCTION

The rebirth of the Hungarian Academy of Science has opened a new chapter in the history of Hungarian science. The scientists of Hungary endeavour in every way to serve the cause of the working people and with their research work to help in the creative task of building socialism. The Hungarian Peoplés Republic affords vast help and encouragement to the development of the scientific life of our country and scientific work in Hungary today is honoured and aided to an extent that is unparalleled in the history of the land. One of the characteristic features of our reborne science is the connection between scientific theory and the practical life of the country. This interrelation has a profound stimulative effect on the development of our scientific life.

The aim of the Hungarian Academy of Science in starting the new series of Acta Biologica is to contribute to the improvement of the international relations of progressive science, to the further development of science, to the cause of peace, progress and the closer friendship of the peoples.

# EINLEITUNG

Die Wiedergeburt der ungarischen Akademie der Wissenschaften eröffnete einen neuen Abschnitt in der Geschichte der ungarischen Wissenschaft. Die ungarischen Gelehrten bemühen sich auf jede Art und Weise der Sache des werktätigen Volkes zu dienen und mit ihren Forschungen die schöpferische Arbeit des Aufbaues des Sozialismus zu fördern. Zur Entwicklung des Wissenschaftlichen Lebens in unserem Lande trägt die ungarische Volksrepublik mit riesiger materieller und moralischer Hilfe bei. Die Wissenschaftliche Arbeit in unserer Heimat wird in solchem Masse geschätzt und unterstützt, wie noch niemals in unserer Geschichte. Einer der charakteristischen Züge unserer wiedergeborenen Wissenschaft ist die Verbindung zwischen der wissenschaftlichen Theorie und der Praxis im Leben unseres Landes. Diese Wechselwirkung ist von ernstem, fruchtbarem Einfluss auf die Entwicklung unseres wissenschaftlichen Lebens.

Mit der Ausgabe der neuen Serie der Acta Biologica verfolgt die ungarische Akademie der Wissenschaften das Ziel, beizutragen zur Vertiefung der internationalen Verbindungen der fortschrittlichen Wissenschaften, zur Weiterentwicklung der Wissenschaft, zum Frieden und zum Fortschritt, zur Sache der engeren Freundschaft zwischen den Völkern.

# ФИТОЦЕНОЗЫ И ЛЕСОМЕЛИОРАЦИИ ОБНАЖЕНИЙ ГОР БУДЫ.

Балинт Зольоми

Государственный музей естественной истории.
Ботанический отдел.

(Поступило : 29. VI. 1950.)

Исследования местностей, необходимые для работы по составлении моей монографии — находящейся еще в рукописи — о естественном растительном покрове гор Буды, возвышающихся в западной части Будапешта, были начаты мною еще в 1935 году. В 1940 и 1941 гг. я проводил систематические исследования местностей, в результате которых, в 1942 году мною была составлена геоботаническая монография в ее первичном оформлении. Отдельные важные результаты я опубликовал под заглавием : »Среднедунайский флорораздел и доломитное явление« (Die Mitteldonau-Florenscheide und das Dolomitphänomen) еще в 1942 году в »Ботанических Сообщениях« (Botanikai Közlemények XXXIX. стр. 209—231).

В отношении ценологической съемки и группировки лесов, я не считал достаточными полученные мною до тех пор результаты. Только после освобождения страны от фашистов была создана возможность проводить исследования в таких размерах, как этого требовали поставленные задачи. После двухлетней систематической съемки местности, проведенной в 1947 и 1948 гг. на отдельных участках, я закончил в прошлом году разработку темы. Дух новой прогрессивной науки, сознание неразрывности теории и практики, в значительной мере облегчили мою работу.

Обширную монографическую работу, созданную трудом многих лет и содержащую много отдельных значительных результатов, было бы трудно изложить, хотя бы даже в главнейших ее чертах. Поэтому мною выбрана только часть монографии, которая имеет практическое значение. На примере гор Буды я хочу осветить фитоценологическую основу для лесомелиорации обнаженных мест. Факторы окружающей среды будут обсуждаться мною кратко. Также в сильном сжатом виде будут описаны, обнаруженные в горах Буды — а отчасти и в целой задунайской (трансданубийской) части Венгерского Средогория, — и разработанные фитоценозы, постоянно имея в виду диалектическое единство местопроизростания и фитоценозов. После общих выводов и обзора исторического развития фитоценозов, мною

приводяться ответы на вопросы, поставленные практикой, — разумеется, поскольку эти вопросы затрагивают специальные научные проблемы.

Главнейшей причиной такой трактовки является то, что в пятилетнем плане развития венгерского народного хозяйства намечены лесонасаждения на поверхности свыше 16.000 кат. гольдов в обнаженной и размытой территории, на что ассигновано 100 миллионов форинтов. Одной частью этого огромного и осуществляющегося уже в настоящее время плана, является создание большого будапештского »зеленого пояса«. Самые трудные проблемы, требующие непременного решения, находятся именно в горах Буды.

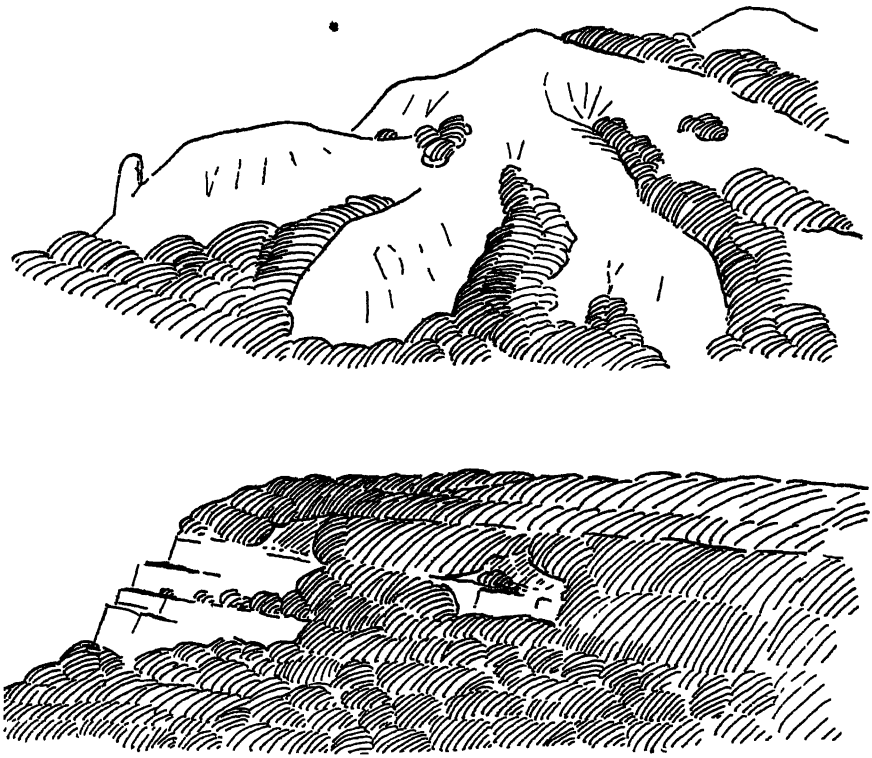
## 1.

## Факторы окружающей среды.

Геологическая структура края (геоморфология). Горы Буды являются частью, покрытого лиственными лесами Венгерского Средогория. Эта территория — Пилиш, Герече, Вертеш — весьма сходна по геологическому составу, климату и растительности немного низшей части Баконя, балатонскому плоскогорью, кестхейльскому горному массиву и сходна остальным частям Задунайского Средогория. Результаты, полученные здесь, в сущности могут считаться общими для целой задунайской территории Средогория (за исключением более высоко расположенных частей Баконья).

Горы Буды образуют низкий горный массив со средней абсолютной высотой в 300—500 метров (максимум 558 м.). На основании незначительных разниц относительных высот, было бы уместно считать эту область холимстой. Сильное расчленение, разнообразность рельефа и наличие крутых склонов, однако, с правом заслуживают названия горного массива. Большей частью его составляют главный доломит верхнего триаса и дахштейнский известняк верхнего триаса а затем, играющий второстепенную роль, олигоценский песчаник горы Харшхедь. Меньшее значение имеют известняки верхнего олигоцена с нуммулитами и левантский известняк. Более мягкие, глинистые породы составляют, по большей части, только предгорья. Плейстоценский лёсс покрывает, главным образом, котловины, но поднимается и на высшие горные хребты. Короче говоря, горы Буды можно назвать карстовым массивом, покрытым лесом (verlösstes Kalkgebirge). Характерным для него, подобно как и для остальной задунайской части Средорогория, является шахматное расчленение рельефа и раздробленность поверхности.

Груды, состоящие из доломита и известняка, морфологически существенно различаются. Эти две, очень различающиеся горные породы (известняк и доломит), оказывают весьма различное влияние на растительность. Мы говорим о так называемом, доломитном явлении. Настоящее значение и сущность этого явления была показана только Гамсом (1930), Шмидом (1936), Бюделем (1937) и наконец



1. Характерная геоморфология и распределение лесного покрова на доломитных (наверху) и известняковых (внизу) горных массивах.

моими исследованиями в Задунайском Средогорье (1942). Явление это, далеко не представляет собою простой вопрос почвоведения, а находится в очень тесной связи со специальной геоморфологией доломитных горных пород. Доломит, по сравнению с известняком, химически почти не изменяется, физическое же его распадение очень интенсивно. Поэтому доломитный массив разнообразен, очень леко распадается на расчлененные меньшими, или большими долинами части, образуя вершины с острыми хребтами, гребнями и крутыми склонами.

Благодаря разнообразию микроклимата и сырым почвам, растительность доломита резко отличается от растительности известняка. Самое существенное отличие заключается в том, что лес только с большим трудом может прорастать на нем. Крутые склоны и гребни остаются безлесными, обнаженными. Только впадины и широкие плато могут плотнее зарастать лесом. Эту естественную, испокон существующую; обнаженность доломитов, мы называем биологическим карстовым состоянием. Таким образом, доломит может превосходно сохранить реликтные виды и древние растительные сообщества. Под влиянием особой среды образуются новые виды, доломитные эндемики. О доломитном явлении в дальнейшем еще будет речь.

Необходимо еще подчеркнуть, что тогда как крутые склоны, состоящие из твердых пород, и в настоящее время покрыты более или менее естественным, — хотя частью уже деградированным —, растительным покровом; предхолмия, склоны гор и котловины, состоящие из более мягких пород, почти целиком заняты культурными растениями: садами, виноградниками, пашнями.

Климат. Характерные климатические условия Венгерского Бассейна, находящегося под влиянием противоположных климатических воздействий, (континентального, медитерранского, атлантического), установлены и в горах Буды. Так как горы Буды находятся в задунайской части Венгерского Средогория, влияние медитерранского климата проявляется здесь сильнее (см. »Среднедунайский флорораздел«) Климатические условия в большей мере обусловливают состав растительного покрова, и поэтому необходимо более подробно рассмотреть отдельные климатические элементы.

У подножия гор средняя годовая температура колеблется в пределах 10,0—10,7°C. У астрономической обсерватории на плато Сабадшагхедь, на высоте 474 м., средняя годовая температура составляет только 6,8 C. Средняя дневная температура самого теплого месяца — июля — внизу колеблется между 20,7 и 21,6°C, средняя же температура января, самого холодного месяца, составляет —0,5-—1,5°C. Годовые колебания, как ясная характеристика континентальности, довольно большое: 22—22,5°C. У обсерватории средняя температура понижается до —2,5°C, в июле же едва превышает 19°C; таким образом годовые колебания здесь немного меньше, чем на ниже расположенных станциях: 21,6°C. Крайние показатели температуры свидетельствуют также о сильно континентальном характере. На Будапештской метеорологической станции, самая высокая отмеченная до сих пор температура была 39,5°C, самая низкая же —23,4°C; разница темпера-

тур, таким образом, составляет почти 63°C. Разница температур на верху в горах была 60,8°C, значит все же довольно значительная. Вследствие большего числа морозных дней, вегетационный период наверху немного короче. Дней с температурой, превышающей 30°C, наверху отмечалось в среднем 5, а внизу 23.

Количество годовых осадков, в среднем за 40 лет, было около 600 мм., вблизи обсерватории, на высоте 474 м, оно составляло 678 мм. На основании данных, густой наблюдательной сети в области Буды, условия рельефа оказывают большое влияние на количество годовых осадков. Более высокие горные массивы имеют значительно большее количество осадков, чем котловины и долины, включенные в эти массивы. Кажется, что на северозападных склонах гор осадков выпадает больше, чем на юговосточных склонах. Юговосточные склоны до некоторой степени безводны.

Осадки имеют очень характерное годовое распределение, что наглядно видно из средних данных за последние сорок лет. Можно выделить первичный майский и вторичный октябрьский максимумы, январь-февральский минимум и один, проявляющийся менее пластично, бедный осадками, июльско-сентябрьский период. Самым влажным месяцем года, после мая, является однако июнь, октябрь, по количеству осадков, стоит на третьем месте. Вышеприведенное распределение годовых осадков, свидетельствует о влиянии средиземноморского климата. Между средиземноморскими районами, имеющими зимний максимум осадков и континентальным, имеющим летний максимум осадков, находится переходная полоса, так называемая эквиноктиальная регия, где осадки имеют два максимума — осенний и весенний. Главный максимум появляется, главным образом, осенью, и только в испанском плоскогории, в отдельных частях южной Франции, в долине реки По и у нас он появляется весной. Бросающийся в глаза двойной максимум осадков в конце весны и в октябрье, (кроме того засуху в середине лета), в югозападной части Венгерского Средегория, а следовательно и в горах Буды, можно приписать влиянию эквиноктиальной регии. Необходимо, однако, отметить, что распределение годовых осадков не всегда проявляется настолько характерно. На континентальность климата указывают и большие колебания годового количества осадков. За последних сорок лет отмечены два крайних значения количества годовых осадков в 989 мм и 427 мм (Метеорологическая станция Будапешта).

Данные, относящиеся к остальным элементам, здесь не приводятся.

Характер климата. Климат Будапешта принадлежит, как это уже Кэппен определил в 1929 году, к климатическому типу *Cfbx*'', где *C* — средняя температура самого холодного месяца (января) между +18 и —3° (—2°), *b* — средняя температура наиболее теплого месяца (июля) ниже 22°, но в течение нескольких месяцев находится выше 10°C. По оригинальному определению, климат x является переходным типом между климатами следующих условных обозначений:

*s* — (средиземноморской с зимними осадками),

*f* — (достаточное количество осадков в каждом времени года, с летним максимумом континентального типа),

*B* — (с недостаточным количеством осадков, иначе степной климат).

Характерной чертой климата Будапешта является выступление весеннего (март, апрель, май,) или раннелетнего (июнь) осадочного максимума, причем минимум облачности падает на август, или сентябрь (бабье лето). В пределах климата »x«, те территории, где наряду с весенним максимумом поздней осенью выступает еще и вторичный, или даже первичный максимумы (как более сильное воздействие медитеррана), соответственно двойному осадочному максимуму, Кэппен обозначал условным знаком x''. Здесь безоблачность и летние засухи наступают немно о раньше, чем у типа x. Гори Буди и в обшем Эадуыайское Средогорье, как м южмые области Дуная, обязательно показывают x'' климатический характер (См. Ретли 1933, где знаки применены в неправильном смысле; они так и вошли в дальнейшую венгерскую литературу!).

Ранняя весна, а особенно засуха в середине лета, характеризирующие тип x, или x'', у нас общеизвестны. То-же самое было установлено и при фенологических наблюдениях. В середине июня, чуть заметно, начинают желтеть солнечные склоны, уже в середине лета напоминая приближающуюся осень. Аспекты ниже разбираемых растительных сообществ также доказывают это. Так например для ассоциации *Festuca glauca — Seseli leucospermum*, самого характерного фитоценоза доломитных обнажений, после ранневесеннего аспекта, оптимальным периодом сезонного развития является поздневесенний раннелетний аспект (благоприятная, не очень высокая температура, майско-июньский осадочный максимум). В летнем периоде прекращается цветение (июль и август самые жаркие и довольно сухие месяцы, — вторичный минимум, минимальная релативная влажность воздуха и безоблачность, число дней с осадками в это время наименьшее). Только после наступления дождей, концом лета и в начале осени, появляется массовое цветение осеннего аспекта (количество

осадков в сентябре еще возрастает, температура падает, но возрастает релативная влажность воздуха; в октябре вторичный максимум осадков). Из этого очевидно, что годичный ритм развития растительного сообщества совпадает с годичным ходом климатических элементов. Засуха в середине лета заметна и в лесных сообществах, причем здесь аспекты зависят не только от уменшения света, находящегося в связи с развитием листвы. Вторичный октябрьский максимум осадков оказывает более посредственное влияние, так как вегетационный период в это время в действительности уже закончен. Однако, в тех местах, где почва более глубокая, обильные дожди всасываются в землю, сохраняются и весной способствуют более быстрому развитию вновь проснувшихся растений.

В горах Буды, в соответствии макроклиматическим условиям, климаксным (коренным) фитоценозом, на более низко расположенных частях, являются дубовые, а над ними дубово-грабовые леса. Хотя количество годичных осадков почти достаточно, но частично распределение осадков (засуха в конце лета), а отчасти более резкий континентальный характер прочих климатических элементов, исключает возможность образования буковой климаксной полосы. В Советском Союзе граб и грабово-дубовые леса продвинулись дальше на восток, чем бук. В горах Буды грабово-дубовые леса также подвинулись дальше, чем буковые леса в направлении Венгерской Низменности, где континентальный климат выражен еще более резко.

Влиянием средиземноморского климата объясняется массовое появление азональных, т. е. уже не климаксных карстовых растительных сообществ медитерранского характера (скальные дерны, карстовый кустарниковый лес пушистого дуба). В флористическом составе этих фитоценозов, а особенно луговых пастбищ, имеющих также азональный характер, в процентном отношении большую роль играют, — наряду с медитерранскими элементами —, и континентальные элементы. Это отчасти связано с макроклиматом, но главным образом зависит от растительного климата (микроклимата), который в значительной мере может усилить некоторые макроклиматические особенности (например засуху в середине лета медитерранского характера), или самую крайнюю температуру (континентального характера). Чисто зональные климатические лесные сообщества носят, по большей части, европейский, точнее среднеевропейский характер.

Макроклимат обусловливает только самые грубые черты растительного покрова. Пестрая мозаика растительного покрова форми-

руется в соответствии с рельефом, изменениями микроклимата и почвенными условиями.

Почвенные условия. Остановимся подробно на отдельных сообществах. Соответственно их климату, горы Буды вообще принадлежат к зоне более, или менее, подзольных, бурых лесных почв.

Однако, материнская порода, — особенно в краях с переходным климатом и следовательно также и здесь —, очень сильно влияет на образование отдельных видов и типов почв. Так как горы Буды состоят, главным образом, из твердых карбонатных горных пород, здесь преобладает кальциевая почва азонального типа (почва »АС«), рендзина и близкая к ней скелетная (хрящевая) почва. Почвообразовательный процесс может развиваться только в очень органиченной мере в сильно разрушающемся, щебенистом доломите с разнообразным рельефом и очень крутыми склонами. Образовывается хрящевая, скелетная почва — рендзина. Мы находым, главным образом, на известняке типичную рендзину. На более мягких глинистых породах, на умеренных склонах, плато и в соответствии с климатическими условиями, даже на карбонатной коренной породе, (например известковый песчаник, лёсс) образовались под лесным покровом умеренно подзолистые (АВС) почвы. На более, или менее безкарбонатных и силикатных коренных породах (например на харшхедьском песчанике) оподзоливание может принять большие размеры. Этот разрушающийся слой горных пород уже первобытно является бедным и кислым.

## II.

## Фитоценозы.

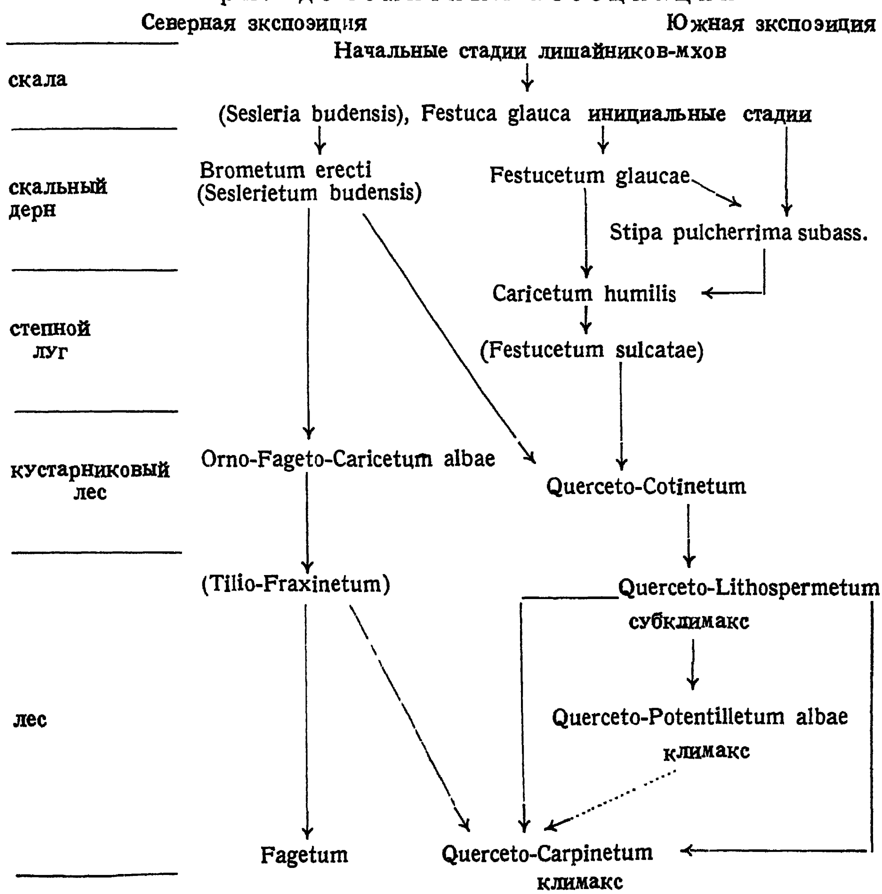
Дальнейшей целью моей работы является описание всех ассоциаций, образовавшихся на обнажениях, далее тех древесно-кустарниковых фитоценозов, которые граничат с обнажениями. С другой стороны в докладе дается только совсем схематическая характеристика тех лесных ассоциаций, которые не имеют значения для мелиорации обнаженных мест.

В дальнейшем будут применяться следующие знаки: для скалы верности, т. е. фиделитаса (F): 5 — характерный вид ассоциации, 4 — характерный вид федерации, т. е, группы ассоциации, 3 — характерный вид ордо-ассоциации. Баллы постоянности, констанции (K), поставленные всегда после названия вида: V — вид, встречающийся в 80—100% общего числа учетных квадратов (константный вид), IV — в 60—80%-ах, III — в 40—60%-ах, II — в 20—40%-ах, I — в 1—20%-ах общего числа учетных площадок. Названия

ассоциации приводятся в тексте, по большей части, в сокращенном виде (например, вместо ассоциации *Bromus erectus* — *Daphne cneorum* или вместо *Festuco-Brometum erecti archimatricum* просто *Brometum*).

Растительный покров постоянно изменяется, при чем можно наблюдать определенные направления развития этих изменений. В течение сукцессии на место низших фитоценозов с более простой структурой и которые производят сравнительно небольшие количества органических веществ, вступают растительные сообщества, более сложные, имеющие высшее организационное устройство и образующие большее количество органических веществ. Поэтому эти растительные сообщества будут разбираться, в первую очередь, по линии их биотической сукцессии.

### Схема биотической сукцессии
### Серия доломитных ассоциаций



## *А*) Дерновые сообщества обнажений.

### а) скальный дерн.

Из группы ассоциаций *(Seslerio-Festucion glaucae)* гумусовых и скелетных почв и скал Средогорий Юговосточной и Средней Европы, богатых карбонатами и показывающих щелочную реакцию, в горах Буды образовались 3 ассоциации. Характерные и в то же время постоянные, или господствующие виды, или группы, имеют в своем распространении, в большинстве случаев, медитерранский (субмедитерранский), а в меньшей части деальпинский и среднеевропейский характер. Часто встречаются и континентальные элементы. Наряду со злаками бросается в глаза большое количество суккулентных и полукустарниковых типов, (хамефическая форма жизни). Своей массой эти последние типы иногда определяют физиономию растительных сообществ и усиливают средиземноморской (медитерранский-субмедитерранский) характер.

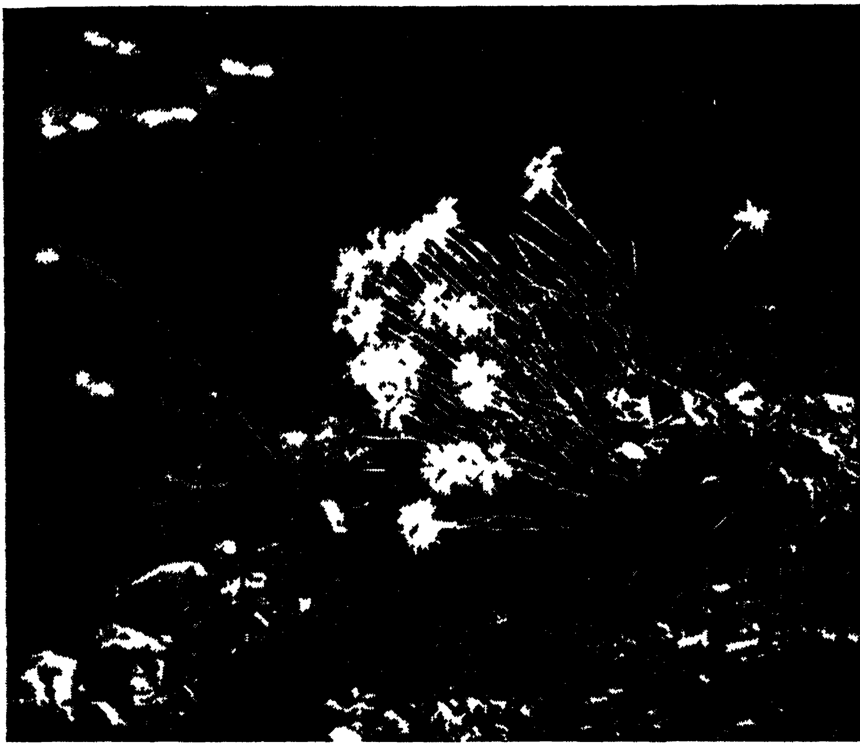
### 1. Ассоциация *Festuca glauca — Seseli leucospermum.* *(Festucetum glaucae hungaricum.)* Скальный (доломитный) дерн овсяницы полесской.

Этот, вблизи пестрый, фитоценоз, скрывающий много редких элементов, покрывает рыхлой тканью, кажушиеся издали совсем голыми, теплые южные карстовые склоны, наветренные хребты и небольшие плато доломитных гор Буды. Но ту же картину мы видим и на южных склонах доломитных хребтов, простирающихся вплоть до озера Балатона. Эта ассоциация образуется после начальных (инициальных) стадий лишайников-мхов и *Festuca glauca*, как первая ассоциация сукцессионной серии. На основании обработки целой территории, которую она занимает от Надьсала до Кестхейльских гор, (на 30-ти учетных квадратах представлено 127 цветковых видов), ее характерный видовой состав следующий :

Дернообразующие : *Festuca glauca* V и *Carex humilis* V.

Первоочередные характерные виды (F 5) : *Dianthus serotinus var. dolomiticus* и *var. Sooi* IV, *Linum dolomiticum* I, *Seseli leucospermum* V, т. е. эндемические виды юго-западных склонов древней Матры.

*Dianthus serotinus var. dolomiticus* (NOVAK) ZÓLYOMI *comb. nova* и *D. serotinus var. Sooi* (JÁV.) ZÓLYOMI *comb. nova*. Из средогорских вариантов эндемического вида паннонской (венгерской) флоры *var. Sooi* переходит в Малых Карпатах в эндемический *D. Lumnitzeri* (карту их распространения см. Татар 1939, Киш 1939, все груп-



2. *Dianthus serotinus var. dolomiticus*, характерный вид ассоциации *Festucetum glaucae*.

пы *D. plumarius* — Новак 1927), тогда как типичный *D. serotinus* является характерным видом для песков Венгерской Низменности, т. е. сообщества *Festucetum vaginatae*. Оба упомнянутые варианта являются характерными видами средгорской ассоциации *Festucetum glaucae hungaricum*. В типе *Brometum* они уже реже встречаются.

*Linum dolomiticum*. Эндемический вид. Встречается исключительно в горах Буды, но и там только на небольшой территории (Киш-Сенаш, Надь-Сенаш). Ближайшим его родственником является субмедитерранский, большей частью западно-балканский *L. elegans* (Яворка 1910). Появляется также и в *Brometum*, но в значительно большей массе в *Festucetum glaucae*. Терциальный- интергляциальный реликт на доломите !

*Seseli leucospermum*. Эндемичен в задунайской части Венгерского Средогория, встречается также только на доломите. Представляет

собой очень характерный вид для своей ассоциации, вне которой вырастает еще только в ассоциации с *Festuco-Brometum*, но только с постоянностью II. порядка и умеренной жизненностью. Его родственная связь нам неизвестна. Терциальный-интертерциальный реликт на доломите !

Второстепенные характерные виды (F 4), свойственные для группы ассоциаций *Festuca glauca* V, *Poa badensis* IV, *Minuartia setacea* IV, *Biscutella laevigata* II, *Draba lasiocarpa* IV, *Sempervivum hirtum* V, *Helianthemum canum* V, *Thymus praecox* V, *Leontodon incanus* I (только в Кестхейльских горах, причем К V). Местами, применительно и Средогорию со значением F 4, представлены еще следующие виды: *Allium moschatum* II, *Paronychia cephalotes* IV, *Thalictrum pseudominus* II, *Cardaminopsis hispida* I (только в Кестхейльских горах) и *Fumana vulgaris* IV.

*Fumana vulgaris*. Медитерранский флористический элемент, распространяющийся и на Среднюю Европу (Мейзель 1930). В атлантическо-субмедитерранском районе характерным видом является *Bromion erecti*, в Юговосточной Европе же федерации *Seslerio-Festucion glaucae*. В последней группе, однако, часто отсутствует в ассоциациях, или субассоциациях типа *Sesleria* (а также и в нашей ассоциации *Brometum*). На подвижных песках Венгерской Низменности *Fumana vulgaris* является характерным видом ассоциации *Festucetum vaginatae danubiale*.

Кроме приведенных, являются константными-субконстантными видами (К IV—V) еще следующие: *Anthericum ramosum, Potentilla arenaria, Sanguisorba minor ssp. muricata, Euphorbia Seguieriana var. minor, Teucrium montanum*.

Среди кустарниковых видов часто повторяются *Juniperus communis* III, а в Баконье *Cotinus coggygria* и *Amelanchier ovalis*.

В мохово-лишайниковом ярусе образовалась характерная пестролишайниковая синузия (»bunter Flechtenverein» Гамс 1938, и т. д.) и синузия *Caloplaca-Psora-Toninia*. Более характерные (!), или более постоянные виды: *Ditrichum flexicaule, Tortella inclinata, Pleurochaete squarrosa* (!), виды: *Barbula* !, *Syntrichia ruralis, Squamaria crassa*, S. *lentigera* !, *Caloplaca fulgens* !, *Psora decipiens* !, *Toninia coeruleo-nigricans*.

Распределение флористических элементов. Количество континентальных и понтических флористических элементов составляет всего 17%. Понтическо-медитерранские, медитерранские и атлантическо-медитерранские флористические элементы, по сравнению со

всеми фитоценозами, представлены здесь в самой большой пропорции, а именно всего 27%. Пропорция эндемических элементов здесь также высокая —9%.

Экология. Ассоциация *Festucetum glaucae*, как правило, окаймлена микроклиматическо-эдафическими степями *(Querceto-Cotinetum)* или лесами типа дуба пушистого. Она образовалась на крутых (с наклоном до 35°), или менее покатых (5°), но всегда на самых обнаженных рухляковых склонах, особенно южных и югозападных склонах. Вблизи вершин, на хребтах, где почва еще более мелкая и каменистая, она встречается и в других экспозициях (см. экспозиционную диаграмму, рисунок №. 18.). Из этого следует, что Нэто местонахождение характеризуется самым теплым и самым сухим микроклиматом. На основании измерений Гейгера, самыми теплыми являются не южние. а югозападные экспозиции (Кэппен-Гейгер 1930). Из-за действия ветров, микроклимат хребтов с мелкой почвой также сухой. В южных Баконьских горах, где рассматриваемые ассоциации встречаются в массовом количестве, вероятно имеют влияние и теплые, спускающиеся вниз с Баконьских гор, фены.

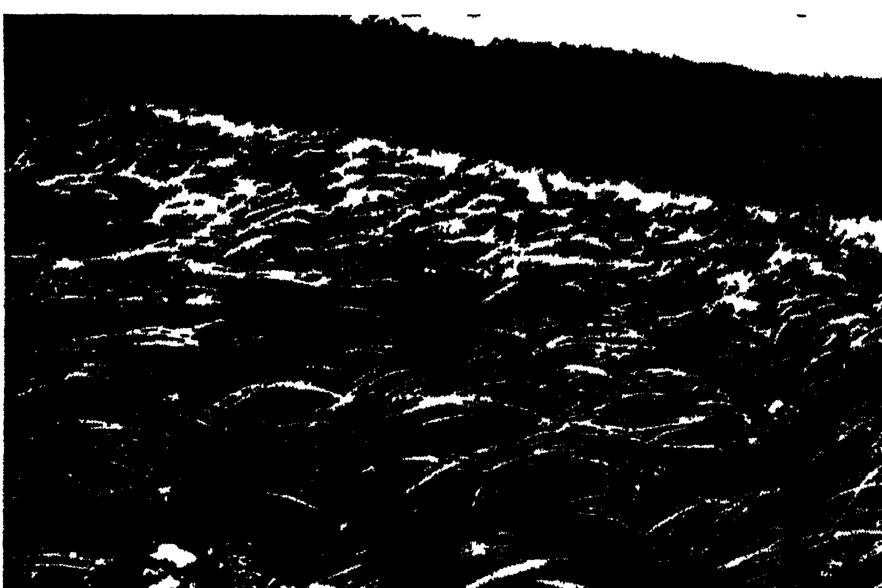
Встречается исключительно на доломитной коренной породе. Почва сильно рухляковая, однако, этот рухляк мелкий, состоит из мелких комков пород, или из хрящей и часто сильно распыляется. Количество содержимого карбоната велико, в среднем 56% (39—76%). Активный гумус составляет 3,34% (1,78—5,38%). Соответственно этому почва имеет выраженную щелочную реакцию, в среднем pH = 7,7 (7,4—8,4).

Индивидуумы ассоциации представлены довольно обильно. Покрытие дернового яруса 40—80%, мохово-лишайникого яруса 5—15%, а в исключительных случаях даже 40%. В довольно открытой, однако неплотно смыкающейся ассоциации господствуют, наряду с гемикриптофитами, полукустарниковые хамефиты. Характерно небольшое число всех наличных видов, что является, вероятно, следствием селективного действия особых и исключительно крайних условий местонахождения. Данная ассоциация занимает самые крайные и самые неблагоприятные для древесных культур местонахождения. (*Fumana* ! .

Распространение. Одна из самых характерных ассоциаций трансданубийской части Венгерского Средегория на высоте 280 и 450 м. крайние данные 160 и 500 м.) Самая близкая к ней ассоциация *Festuca glauca-Poa badensis* (Клика 1931), образовавшаяся на южных предгориях северозападных Карпат (доломит !). Наши характерные виды



4 *Festucetum glaucae* в горах Чики



5 Субассоциация — *Stipa pulcherrima* в горах Фекете

там, конечно, отсутствуют и субмедитерранские элементы играют также более второстепенную роль. Мейзель (1939) объединяет все южно- и средне-европейские скальные дерны под общим названием »submediterrane Grasheide«, или »-Felsheide«.

## 1a) Субассоциация *Stipa pulcherrima*

## (*Festucetum glaucae stipetosum pulcherrimae*)

## Ковыльный скальный дерн

Представляет собою появляющееся местами растительное сообщество переходного характера, стоящее между скальным дерном *Festucetum glaucae* и степным лугом типа *Caricetum humilis*. По большей части выступает также сразу после начальных, инициальных стадий. В горах Буды состав растительности следующий (на 5 пробных площадях представлено примерно 100 видов цветковых растений):

Дернообразующий злак: *Stipa pulcherrima* V (AD 3—5).

Этот злак не имеет первостепенного, характерного вида; местами, впрочем, можно выдвинуть песчаний вид *Peucedanum arenarium* (F 4, K I—II). Характерные виды группы ассоциаций и ассоциации фитоценозов *Festucetum glaucae* и *Caricetum humilis* встречаются смешано. Виды скального дерна находятся, однако, в большинстве (F 4): *Festuca glauca* V (AD в среднем только 2), *Poa badensis* III, *Allium moschatum* III, *Dianthus serotinus var. dolomiticus* IV, *Paronychia cephalotes* II—III, *Minuartia setacea* III, *Draba lasiocarpa* II, *Sempervivum hirtum* III, *Helianthemum canum* IV, *Fumana vulgaris* V, *Seseli leucospermum* II, *Thymus praecox* III. Еще могут быть упомянуты общие и для зарослей *Festucetum glaucae* гор Буды и локальные, более характерные виды (F 3—4): *Gypsophila arenaria* III, *Alyssum tortuosum* IV.

Отличительными по сравнению с типичной ассоциацией, т. е. дифференциальными видами являются характерные виды степных лугов, в том числе: сам *Stipa*, далее *Chrysopogon gryllus* IV; *Iris arenaria* I—II (характерный локальный вид ассоциации *Caricetum humilis*), *Pulsatilla nigricans* I, *Vinca herbacea* II и т. д.

Кроме приведенных, являются еще константными-субконстантными видами (K IV—V): *Koeleria gracilis*, *Carex humilis*, *Anthericum ramosum*, *Silene otites var. pseudotites*, *Sedum album*, *Potentilla arenaria*, *Euphorbia Seguieriana var. minor*, *Seseli dévényense*, *Teucrium montanum*, *Globularia Willkommii*, *Scorzonera austriaca*.

В мохово-лишайниковом ярусе процентное соотношение флористических элементов по существу такое же, как и в типичном сообществе: *Festucetum glaucae.*

Экология. Данная субассоциация появляется среди совсем особых почвенных условий и ее можно найти только там, где происходит сильное выветривание доломита. Выветривание доломита является результатом гидротермальной метаморфозы пород (Шерф 1922). Под действием древних термальных источников, глубокие слои доломитной породы превращаются на этих местах в мелкозернистый субстрат в настоящий песок (доломитный песок !). В случае, если и микроклиматические условия благоприятны, появляется субассоциация *Stipa.* Ее заросли покрывают ущелья доломитов, имеющие самый теплый и самый засушливый микроклимат. В ее почве очень мало гумуса, в среднем 2,76% (1,70—5,12). Содержание карбоната около 50% (27—74%). Реакция почвы сильно щелочная, средний показатель pH = 8,0 (7,5—8,3).

Покров составляет только 60—80%. Физиономию субассоциации определяет в любое время вид *Stipa.*

Распространение ее лищь ограничено. До сих пор ее можно было наблюдать лишь в горах Буды и на нескольких местах гор Баконь (190—480 м.). В Венгерском Средогории (»Древняя Матра«) эта ассоциация стоит ближе всего к *Festucetum glaucae*, первой укрепляющей ассоциации известковых сыпчих песков в области между Дунаем и Тиссой (заросшие дерном горы). Подобен ей еще фациес *Stipa pulcherrima* ассоциации *Fumaneto-Stipetum*, которая была описана на основании зарослей, встречающихся в доломитных условиях окрестностей Вены и Бадена (Вагнер 1941). По всей вероятности, подобное растительное сообщество сформировалось на доломите, разрушенном гейзерами (»Thermal-Alpen«), выступающими вдоль провалины Венского Бассейна.

## 2. Ассоциация *Bromus erectus — Daphne cneorum.*
## (*Festuco-Brometum erecti archimatricum*)
### Скальный (доломитный) дерн

В противоположность описанным в предыдущем фитоценозам, крутые, холодные, северные и безлесные склоны доломитных гор, покрытых дернем *Festuca glauca*, противоположные склоны и вершины покрыты густосмыкающимися зарослями *Bromus erectus.* Это первая, образовавшаяся в течение сукцессии ассоциация на северных склонах.

По отношению ко всему задунайскому Средогорию, ее характерный видовой состав (на 26 пробных площадках представлено всего 177 видов растений) следующий :

Дернообразующий злак : *Bromus erectus* V.

Первоочередные характерные виды (F 5), относящиеся, главным образом, только к Средогорию: *Thalictrum pseudominus* IV, *Thlaspi montanum* I, *Daphne cneorum* III, *Primula auricula* I (вне гор Буды ;— II).

Второстепенные характерные виды (F 4), характерные для ассоциационной группы: *Festuca glauca* V (с AD только 1—2 порядка, в скальном фациесе кодоминантный), *Poa badensis* I, *Minuartia setacea* I, *Biscutella laevigata* V, *Draba lasiocarpa* III, *Sempervivum hirtum* III, *Helianthemum canum* III, *Thymus praecox* IV, *Leontodon incanus* I (только в Кестхейльских горах). Кроме этих, характерны еще переходные виды ассоциации *Festucetum glaucae,* имеющие здесь, однако, только весьма малую жизненность, степень их постоянства также низкая. Местами характерны по отношению к Средогорию (F 4) и по сравнению с *Festucetum glaucae*: *Polygala amara* III, *Phyteuma orbiculare* IV и *Carduus glaucus* I (только F 3—4).

*Carduus glaucus.* Альпинско-среднеевропейский флористический элемент. Является одним из эндемических представителей группы *C. defloratus* в Карпатах (особенно в северных Карпатах) и на восточных отрогах Альп (см. карту распространения Зольоми-Мейзель 1940). В северных Карпатах является главным характерным видом ассоциации *Carex Tatrorum-Carduus glaucus,* принадлежащей к зарослям типа *Seslerion* (Сафер-Кульчинский-Павловский 1927, Клика 1932), кроме того является и характерным растением и для ассоциации *Seslerio-Semperviretum* и для других родственных видов дерна. В роли деальпинского элемента появляется местами на южных предгорьях северных Карпат и на венско-баденских доломитах в ассоциации с *Fagetum,* типа *Sesleria,* а кроме того стоит на последнем месте даже в зарослях *Seslerio-Pinetum nigrae,* рядом с видом *Carex alba* (Вагнер 1941). В Венгерском Средогории мы находим *Carduus glaucus* всего на 6 изолированных местах между Дунаем и Баконьскими горами. Только в виде исключения мы находим ее в ассоциации с *Bromus erectus- Daphne cneorum,* имеющей подобный характер, как и деальпинские ассоциации типа *Seslerietum.* В условиях нашего климата, эта заросль с открытых мест отступила под защиту полога соседних насаждений типа *Orno-Fageto Caricetum albae.* Произрастает, по большей части, там, поэтому он определен с высшим локальным показателем постоянности (F 4).

Кроме вышеприведенных, константными, или субконстантными видами являются еще (К IV—V): *Carex humilis, Anthericum ramosum, Allium montanum, Thesium intermedium, Potentilla arenaria, Sanguisorba minor ssp. muricata, Genista pilosa, Anthyllis polyphylla, Euphorbia cyparissias, Bupleurum falcatum, Teucrium montanum, Globularia Willkommii, Centaurea axillaris.*

Из кустарников более устойчивы *Fraxinus ornus* и *Quercus pubescens* (совсем молодые сеянцы).

Моховой ярус очень богат (45 видов), характерные (!), или более постоянные (К III—V) виды: *Fissidens cristatus, Ditrichum flexicaule, Distichium montanum* !, *Encalypta contorta, Tortella tortuosa, Neckera crispa, Trichostomum mutabile*!, *Myurella julacea* !, *Camptothecium lutescens, Hypnum cupressiforme, Ctenidium molluscum* (!), *Scapania calcicola* ! (К II), *S. aspera* !, *Solorina saccata* !, т. е. один синус *Ctenidium-Scapania* (см. Зольоми 1936, Мейзель 1940, Реймерс 1940).

Флористические элементы. Распределение их такое же, как и в ассоциации *Festucetum glaucae*. Существенная разница заключается в том, что среди среднеевропейских флористических элементов, видов монтано-деальпинского характера больше, и далее, что количество медитерранских флористических элементов уменьшилось (24% ).

Экология. *Brometum* находится в непосредственном соседстве с ассоциацией *Festucetum glaucae*, однако, исключительно только в северной, или в северозападной экспозициях. В этом отношении существует очень резкая противоположность между двумя ассоциациями (см. диаграмму !). Только на самых покатых местах северных склонов (25—30°) мы находим ее в полном, характерном развитии. Следовательно, микроклимат рассматриваемой ассоциации холодный и более уравновешенный. Холодный склон типа *Bromus erectus* и летом равномерно зеленеет.

Площадь, занятая дерном *Bromus erectus* уже значительно меньше, чем зарослей *Festuca glauca*. На северных склонах лучше аклиматизирующие леса, обыкновенно насаждения пушистого дуба, препятствуют распространению этих зарослей. Травяной ярус почти совсем смыкается (75—100%). Характерный, густо развившийся, сомкнутый моховой ярус (90%). Поэтому накопление гумуса происходило здесь более интенсивно, чем у предыдущих трав. В почве все еще много рухляка. Содержание карбонатов составляет в среднем 31% (4—62%), Активный гумус составляет в среднем 4,67% (4,16—5,39%). Значение pH в среднем равно 7,6 (7,2—7,8), т. е. почти такое же, как у дерна *Festucetum glaucae*, но всетаки, особенно в верхнем

слое почвы наблюдается снижение содержания карбоната и значений pH. Это также наблюдается только на доломите.

Распространение. Географическое распространение ассоциации *Bromus erectus* — *Daphne cneorum* такое же, как у скального дерна *Festuca glauca*, т. е. в задунайской части Венгерского Средогорья (на высоте 180—480 м.). В Вертешских и Баконьских горах появляется также и специальный скальной вариант. В этом фациесе господствует *Festuca glauca*, но его сопровождают характерные виды *Brometum* Здесь растет реликт *Primula auricula*.

Своими отдельными цветковыми видами и специальными мхами, *Brometum* указывает на то, что в задунайской части Венгерского Средогорья существовали в ледниковом периоде дерны *Sesleria*. Они имеют много родственных черт с деальпинскими дернами — *Sesleria* (*Seslerietum*) — встречающимися на отрогах восточных Альп, которые часто связаны с насаждениями *Pinus silvestris*, или *Pinus nigra*, имеющими реликтный характер. *Daphne cneorum*, как характерный вид »Reliktföhrenwald« и там появляется в массовом количестве. Естественно, что у нас господствуют среднеевропейские субмедитерранские элементы, и как бы подавляют реликтный характер. Это характерный пример того, что состав одного фитоценоза следует объяснять не только на основании условий среды настоящего времени, но и на основании его эволюции.

Необходимо еще отметить, что сам *Bromus erectus* может массовно появляться в различных фитоценозах. На основании одного только преобладания вида *Bromus*, данное сообщество нельзя отнести к рассмотренному выше фитоценозу. Необходимо также руководствоваться характерными видами.

### 3. Ассоциация *Sesleria Sadleriana* (*Seslerietum budensis*)

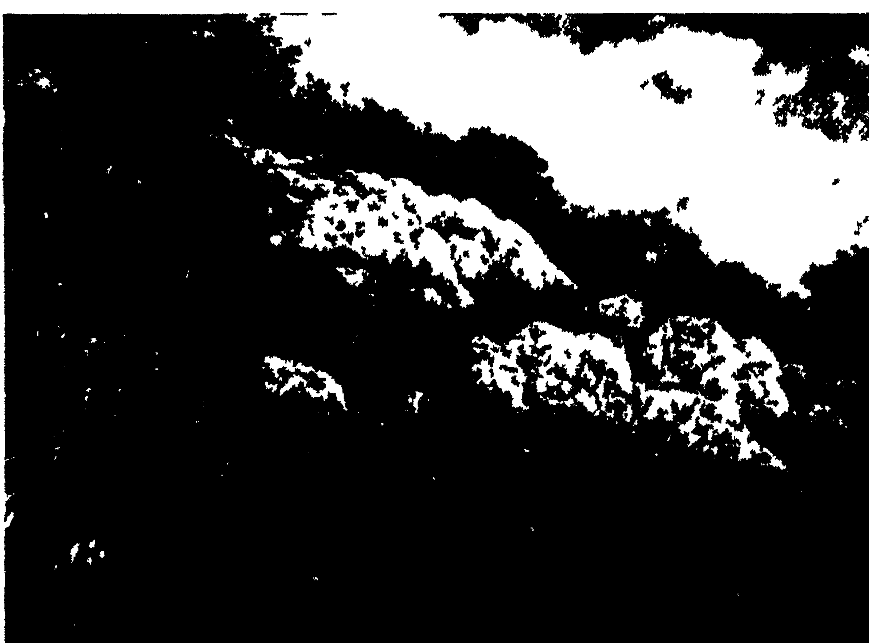
### Сеслериевый скальный дерн

Встречается в условиях подобных тем, к которым приурочена ассоциация *Brometum* и является замещающим *Brometum*, так сказать викарирующим, но в то же время близко родственным ей фитоценозом. Ограничен на восточный-северовосточный край гор Буды (200—450 м.), а изолированно встречается вплоть до Надьсаля (600 м.).

Легко узнается, во первых, по виду *Sesleria Sadleriana*, образующему густой дерн. Так как его распространение ограничено, а с экологической и сукцессионной точек зрения, т. е. в отношении лесо-



6 Северный склон с ассоциацией *Brometum*.



7 Степной луг *Festuca sulcata-valesiaca* на горе Ремете.

мелиорацией пустошей имеет то же самое значение, что и *Brometum*, более подробного описания не привожу (описание см. Зольоми 1936).

Иначе, самым главным доказательством, описанного выше исторического развития, служит предположение по вопросу появления в районе Буды вида *Sesleria*, образовавшегося в конце ледникового периода из альпийского вида *Sesleria varia* (см. Фельфельди-Уйхельи 1949).

### b) Степные луга

В течение сукцессии, открытый скальный дерн обнажений все более и более смыкается и с нарастанием почвенного слоя сменяется более сомкнутым лугом *(Festucion sulcatae)*.

В Восточной Европе, в южной части Советского Союза, степи расположены зонально в огромной широкой полосе, значит, их образование определяется, главным образом, общеклиматическими условиями. У нас, и вообще в Средней и Юговосточной Европе, степные луга встречаются только азонально. Для их образования и существования необходимы специальные рельефные (орографические), микроклиматические и почвенные условия.

Характерными видами степей являются, по большей части, континентальные и понтические флористические элементы, наряду с которыми в задунайской части Венгерского Средогорья характерны еще многие субмедитерранские элементы. В противоположность злаковому фону скал, полукустарниковые жизненные формы (хамефиты) играют значительно меньшую роль, но клубно-луковичные (геофиты) и однолетние растения (терофиты) приобретают большое значение (эти жизненные формы приспособлены к континентальному климату). В горах Буды образовались две причисленные сюда ассоциации.

### 4. Ассоциация *Carex humilis—Chrysopogon gryllus* (*Chrysopogono-Caricetum humilis balatonicum*)

Низко-осочная степь.

Появляется обычно в тесном соседстве с ассоциацией *Festucetum glaucae*, но на местах с более глубокими почвами. Состав его в горах Буды следующий (на 10 пробных площадках 157 видов):

Дернообразующие: *Carex humilis* V, *Chrysopogon gryllus* IV.

Самым характерным видом (F 4—5) для этой ассоциация, по отношению к горам Буды, является *Iris arenaria* I, который иначе свойствен песчаным почвам.

Второстепенные характерные виды (F 4), которые являются свойственными для этой ассоциационной группы, следующие: *Festuca sulcata* III, *F. valesiaca* II, *Stipa pulcherrima* II, *S. capillata* IV, *Chrysopogon gryllus* IV, *Carex nitida* II, *Iris pumila* II, *Thesium ramosum* I, *Pulsatilla grandis* III, *Pulsatilla nigricans* I, *Ranunculus illyricus* I, *Adonis vernalis* IV, *Linum austriacum* II, *Vinca herbacea* I, *Thymus glabrescens* I, *Linaria genistifolia* II, *Veronica austriaca ssp. dentata* I, *Inula oculus Christi* I, *Achillea pannonica* I, *Jurinea mollis* III. Местами, с показателем F 3—4, еще *Allium moschatum* II и *Convolvulus cantabrica* I.

Кроме упомянутых, следует отметить еще следующие константные-субконстантные (K V—IV) виды: *Koeleria gracilis, Dianthus Pontederae, Potentilla arenaria, Sanguisorba minor ssp. muricata, Anthyllis polyphylla, Euphorbia cyparissias, Helianthemum ovatum, Teucrium chamaedrys, Veronica spicata, Satureja acinos, Globularia Willkommii, Asperula glauca.*

Дерн типа *Carex humilis* характерен тем, что в нем встречаются еще отдельные виды скального дерна. В степном дерне типа *Festuca sulcata* они совсем отсутствуют.

Моховой ярус сформировался только фрагментально.

Состав флористических элементов: континентальные и понтические элементы вместе составляют 30%, понтическо-медитерранские и атлантическо-медитерранские 26%, значит почти одинаковое с предыдущим количеством. Из всех упомянутых растительных сообществ, процент средне-европейских элементов тут наименьший (10%). *Caricetum humilis* таким образом, вместе с нижеописанным степным дерном типа *Festuca*, отличается своим континентально-понтическим и понтическо-медитерранским характером.

Экология. Ассоциация *Caricetum humilis* является растительным сообществом плоских склонов, по большей части экспонированных на юг. Почва подобна почве *Festucetum glaucae*, только благодаря более плотной дернине, накопление гумуса происходит в ней интенсивнее. Почва, хотя еще сильно рухляковая, щебневатая, но уже приближается к типическим рендзиновым почвам. Реакция среды нейтральная, или слабо щелочная (pH = 6,9—7,4). Интересно отметить, что и это сообщество не переходит на дахштейнский известняк, однако, на рухляковом нуммулинском известняке встречается, подобно как и на доломите. Распространение зарослей этой ассоциации очень большое. Покрытие дернового яруса колеблется между 80—100%. В физиномии сообщества господствует травостой, кругообразно распространяю-

щегося вида *Carex humilis*. В фацисе типа *Chrysopogon* наиболее заметны его большое метелки.

Распространение. Характерная ассоциация задунайской части Венгерского Средогория (Шоо 1930).

### 5. Ассоциация *Festuca sulcata-valesiaca* (*Festucetum sulcatae pannonicum*)

### Манниковый степной луг

Самое расширенное и наиболее богатое видами степное сообщество Венгерских Средних гор, имеющее множество типов. Характерный видовой состав по отношению гор Буды следующий: на 10 пробных площадках 184 вида цветковых растений.

Дерновидные злаки: *Festuca valesiaca* IV, *F. sulcata* II, *Andropogon ischaemum* III, *Stipa capillata* IV, *Diplachne serotina* II.

Самые характерные виды (F 5): *Sternbergia colchiciflora* I и местами *Gagea bohemica* I.

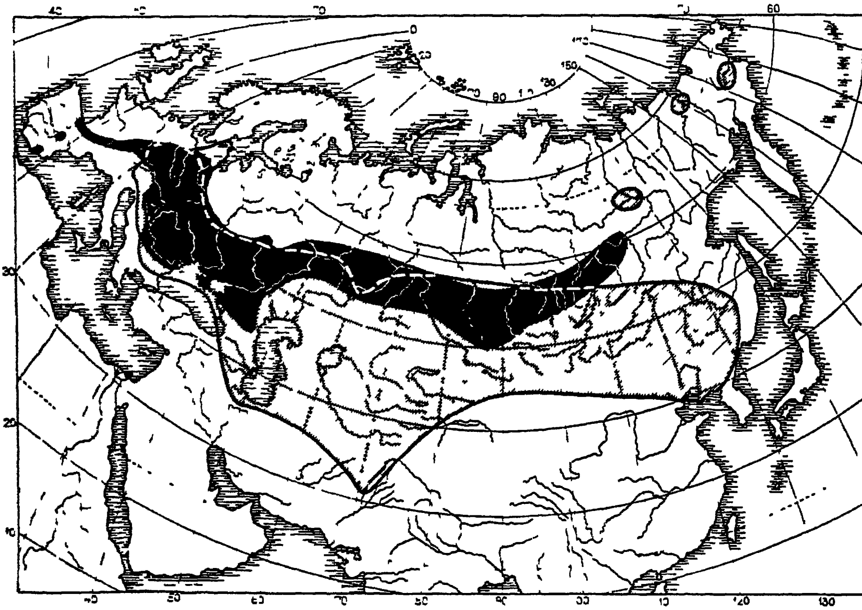
Второстепенные характерные виды (F 4), свойственные для группы ассоциаций, кроме упомянутых дерновидных, суть: *Stipa dasyphylla* I, *S. pennata* I, *S. pulcherrima* II, *Carex nitida* II, *C. supina* II, *Gagea pusilla* II, *Iris pumila* II, *Pulsatilla grandis* II, *P. nigricans* II, *Adonis vernalis* III, *Lathyrus versicolor* I, *Linum austriacum* I, *Vinca herbacea* II, *Thymus brachyphyllus* II, *Linaria genistifolia* IV, *Veronica austriaca ssp. dentata* II, *Achillea pannonica* II, *Jurinea mollis* II, *Crepis pannonica* I. Местами с показателем F 4 еще *Diplachne* и *Carduus collinus* II.

Кроме упомянутых константных и субконстантных (K V-IV) видов, встречаются еще следующие виды: *Phleum phleoides*, *Poa bulbosa* III, *Koeleria gracilis*, *Dianthus Pontederae*, *Sedum boloniense*, *Potentilla arenaria*, *Sanguisorba minor s. l.*, *Euphorbia cyparissias*, *Helianthemum ovatum*, *Eryngium campestre*, *Teucrium chamaedrys*, *Stachys recta*, *Satureja acinos*, *Asperula glauca*, *Centaurea micranthos*, *Salvia pratensis*.

Местами появляющиеся кустарники принадлежат древесной растительности лесов пушистого дуба (*Quercetum pubescentis*).

Моховой ярус. Характерно появление субмедитерранских синузий печеночников (виды *Grimaldia fragrans*, *Tesselina pyramidata*, *Riccia* и т. д.). Эта синузия образуется на выженных местах дерна, чаще всего на карнизных частях скал, соответственно весенне-осеннему двойному максимуму осадков субмедитерранского характера. Привожу ее, так как она имеет почвоукрепляющую роль.

Процентное соотношение флористических елементов по существу такое же, как у степного луга типа *Carex humilis*.



8. **Ареалы *Carex supina* (заштрихованная площадь) и *Adonis vernalis* (зачерненная площадь). Пример распространения одного степного и одного лесостепного элемента. (По Лавренко 1933 и Козловской 1931.)**

Экология. Встречается в экологических условиях подобных тем, какие имеются в предшествующей ассоциации, но на любой карбонатной коренной породе. На нашей территории находим ее в наиболее полном развитии на дахштейнском известняке. Ее почва типичная рендзина, которая в противоположность почвам *Caricetum humilis*, или совсем не содержнт рухляка, или только в очень небольшом количестве. Реакция почвы меняется от нейтральной до слабощелочной (pH = 6,8—7,4).

Заросли ее, занимающие большие площади, образуют уже совсем закрытый дерн; сомкнутость растительного покрова нарушается более сильно только в фациесе типа *Diplachne*. В горах Буды этот степной лут является на дахштейнском известняке, первой образовавшейся ассоциацией после начальной инициальной (пионерной) стадии скал (виды *Sedum*, *Sempervivum*), значит, скальнодерновый период отпадает. Замечательно, что уже и древесные растения (виды *Querceto-Cotinetum*) появляются в пионерном состоянии. Это также указывает на более легкое лесопрорастание на дахштейнском известняке.

* * *

Попутно необходимо отметить, что характеристика естественных дерновых сообществ обнажений была дана, главным образом, на основании съемки древних исконных зарослей. Эти естественные ассоциации могут сформироваться в оригинальном составе и на вторичном местопрорастании, возникающем после истребления лесов и смыва почвы. Однако, на весьма значительной части обнажений почва не была смыта после вырубки лесов. На таких местах состав сухого дерна (Trockenrasen), соответственно различной степени »культурных« воздействий, очень разнообразен. Эти вторичные, полукультурные сухие луга, подобны средне—и западно-европейским *Mesobrometum*, но приближаются к степным лугам (как и дерны *Bromus* и *Festuca*). Сохранившиеся на более защищенных местах, под оставшимися кустарниками, лесные виды указывают на оригинальную ассоциацию леса. Следовательно, здесь на основании оставшегося напочвенного яруса, можно подобрать древесные породы для лесонасаждений на обнаженных местах.

В) Граничащие с обнажениями кустарники, карстово-кустарниковые- леса и леса.

Степные кустарники гор Буды представлены зарослями видов *Prunus nana* и *P. fruticosa*. Их самостоятельный характер исчезает, появляются обыкновенно на опушках лесов типы *Querceto-Cotinetum*.

Различные полукультурные кустарниковые заросли, создавшиеся вследствие деградации совершенно различных лесных фитоценозов, мы здесь не приводим подробнее. Такими являются, например, заросли кустарника *Cornus sanguinea* в начальной и кустарника *Crataegus* в конечной стадии деградации, как и большая часть кустарниковых зарослей вида *Prunus spinosa*.

с) Дубовые леса.

Европейские дубравы можно разделить на три группы: 1. Дубовые леса Западной и Средней Европы, имеющие атлантическо-суб-атлантический характер, на сильно кислой почве. 2. Термофильные и засухостойчивые дубовые леса Средней, Юговосточной и Восточной Европы, имеющие, главным образом, континентальный характер. 3. Медитерранско-субмедитерранская группа насаждений пушистого дуба всей Южной, Средней и Юговосточной Европы. Однако, группы 2 и 3 часто сливаются, как это встречается и у нас. Так как окончательная точка зрения насчет группировки еще не разработана, ниже разбираемые дубовые ассоциации условно отнесены в более обшир-

ную группу ассоциации *Quercion pubescentis-sessiliflorae*, имеющую континентальный субмедитерранский характер.



9. Между пустыми южными хребтами выдвигается вверх карстовый кустарниковый лес *Quercus pubescens*.

## 6. Ассоциация *Quercus pubescens-Cotinus coggygria* (*Querceto-Cotinetum balatonicum*)

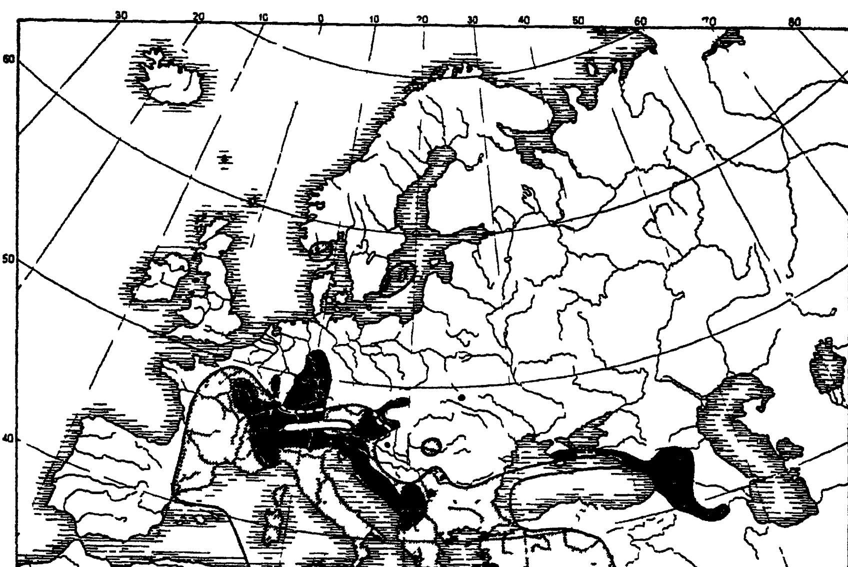
Карстово-кустарниковые заросли дуба пушистого.

Карстовый кустарниковый лес является первым »лесным« фитоценозом в процессе естественного лесного покрова, возникающего на обнажениях. По своему характеру он уже не кустарник, но и еще не настоящий лес. Характерный состав насаждений гор Буды (на 20 пробных участках представлено 230 видов цветковых растений, т. е. самая богатая ассоциация на нашей территории) следующий :

Сомкнутость верхнего полога, при толщине стволов в 15—20 (—30) см. и высоте в 2—8 м., равно 0,4—0,6 (—0,8). Покрытие кустарникового яруса составляет 20—90, а травянистого яруса 20—80%, причем моховой ярус почти отсутствует. Господствующими породами являются

пушистый дуб (*Quercus pubescens*) и цветочный ясень (*Fraxinus ornus*), встречаются отдельные разбросанные экземпляры *Prunus mahaleb*. В богатом видами кустарниковом ярусе, наряду с кустарникообразными представителями древесного яруса, многие кустарники представлены в массовом количестве, например: скумпия (*Cotinus coggygria*), кизил (*Cornus mas*), бересклет бородавчатый (*Evonymus verrucosa*). *Cotinus* и *Cornus* могут представлять собой и низкие деревья. В насаждениях, более подвергающихся культурным действиям, преобладает белый ясень. Очень характерная физиономия ассоциации, имеющая вид паркового леса, сплетенность древесного и кустарникового ярусов.

Самыми характерными видами (F 5), по отнощению к Средним горам, являются: *Cotinus coggygria* I, *Carex Halleriana* II, *Coronilla coronata* IV, *Mercurialis ovata* I, *Serratula radiata* I, *Crepis nicaensis* I.



10. Ареалы видов *Coronilla coronata* (зачерненная площадь) и *C. emerus* (штрихованная площадь). Характерные виды кустарниковых лесов *Quercus pubescens*. (По Ухрову 1935).

Второстепенными характерными видами — видами группы *Quercetum pubescentis-sessiliflorae* (F 4) являются: *Quercus pubescens* V, *Fraxinus ornus* IV, *Sorbus domestica* I, *Rosa spinosissima* I, *Prunus nana* I,



11 Чередующийся *Querceto-Cotinetum* со степными лугами



12. Видовой состав насаждений карстового кустарникового леса: *Quercuspubescens*, *Fraxinus ornus*, по середине *Prunus mahaleb*

*Prunus mahaleb* II, *Colutea arborescens* I, *Oryzopsis virescens* II, *Geranium sanguineum* IV, *Iris graminea* I, *Lychnis coronaria* I, *Anemone silvestris* I, *Coronilla varia* III, *Dictamnus albus* IV, *Euphorbia polychroma* III, *Laser trilobum* I, *Lithospermum purpureo-coeruleum* III, *Phlomis tuberosa* I, *Melampyrum cristatum* III, *Inula oculus- Christi* I, *Doronicum hungaricum* (?) I.

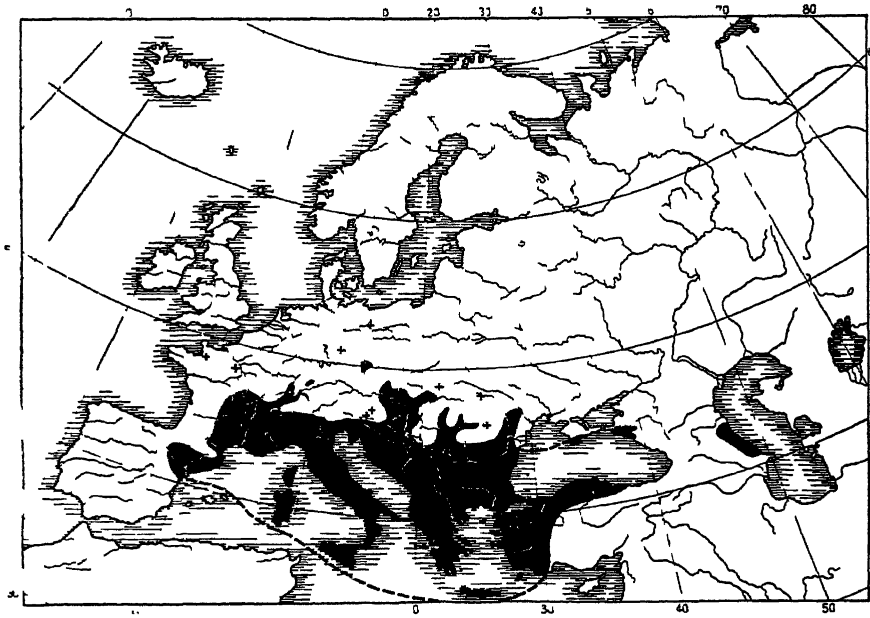
Кроме вышеприведенных, встречаются еще следующие константные и субконстантные (К IV—V) виды: *Crataegus monogyna*, *Evonymus verrucosa* (массовый), *Cornus mas* (массовый), *Viburnum lantana*, *Brachypodium pinnatum*, *Polygonatum officinale*, *Erysimum erysimoides*, *Euphorbia cyparissias*, *Cynanchum vincetoxicum*, *Teucrium chamaedrys*, *Stachys recta*, *Asperula glauca*, *Galium mollugo*, *Inula ensifolia*, *Chrysanthemum corymbosum*.

Типы лесов. Самый частый тип — *Brachypodium pinnatum*, более редкие типы — *Oryzopsis virescens*, *Festuca sulcata*, *Bromus erectus*, *Carex humilis*. на опушках тип — *Geranium sanguineum*, в тени же — *Polygonatum officinale*.

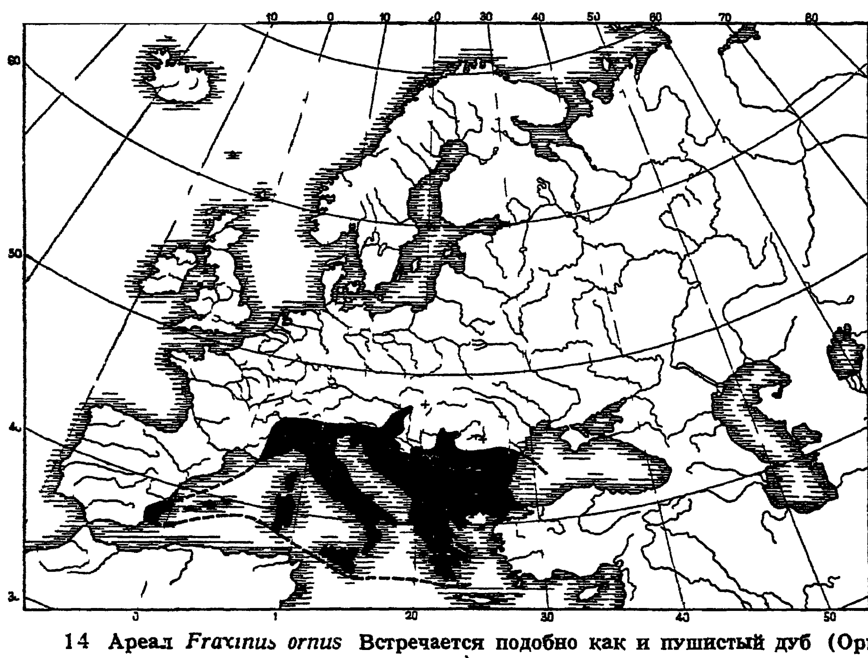
По распределению флористических элементов, резко отличается от всех других лесных ассоциаций. Континентальные и понтические флористические элементы, составляющие 19%, а также и понтическо-медитерранские и атлантическо-медитерранские флористические элементи, составляющие 21%, придают резко выделяющийся характер лесам дуба пушистого. Евроазиатские, европейские и среднеевропейские флористические элементы составляют здесь все вместе только 49%, во всех же остальных лесных ассоциациях они находятся в преобладающем большинстве (60—80%).

Экология. Фитоценоз крутых карстовых склонов, экспонированных на юг, юговосток и югозапад, встречается на доломитных хребтах и в экспозициях, переходящих на север. В впадинах с более глубоким слоем почвы, он непосредственно граничит с дерном скал и степью, а на сухих карстовых плато образует с ними мозаические комплексы. Из всего этого вытекает, что микроклимат *Querceto-Cotinetum* имеет между всеми лесными ассоциациями наиболее ксеротермический характер. Каменистая мелкослойная почва, например на доломитных хребтах и на сухих известняковых плато, может иметь такое же действие, как и микроклимат.

На плохих почвах пушистый дуб и в старом возрасте остается низкорослым (в качестве крайнего примера привожу, что одно прибл. 100 летнее дерево с диаметром в 50 см имеет всего 6 метров), однако, на лучшем месте его развитие нормальное.



13 Ареал *Quercus pubescens* Характерный медитерранско-субмедитерранский элемент Граница его в Франции, Испании и Турции только приблизительная Знаки ›—‹ обозначают самые северные изолированные местопроизрастания В медитерране обыкновенно только на возвышенностях, на морских берегах уступает вечно зеленым дубравам (Оригинал)



14 Ареал *Fraxinus ornus* Встречается подобно как и пушистый дуб (Оригинал)

Почва сообщества типа *Querceto-Cotinetum* рухляковая, щебноватая (на доломите и нуммулинском известняке) или безрухляковая рендзина (на дахштейнском известняке). Средние значения pH около 6,9—7,0, значит, реакция почвы в горизонте $A_1$ нейтральная, глубже она становится щелочной.

Распространение. Начиная с окрестностей Балатона (и Мечека) эта ассоциация распространяется вплоть до гор Бюкка. В горах Буды характерный ее вид *Cotinus* встречается уже только редко. Наоборот, начиная от Вертеша, вплоть до окрестностей Балатона, этот вид очень распространен и осенью придает красивый красный оттенок карстовым кустарниковым лесам.

## 7. Ассоциация *Quercus pubescens-Lithospermum purpureo-coeruleum*. (*Querceto-Lithospermetum pannonicum*)

Дубняк-воробейник.

Постепенным утолщением почвенного слоя, карстовый кустарниковый лес все больше смыкается и образуется *Lithospermum*-овый высокоствольный лес дуба пушистого. Видовой состав насаждений гор Буды (представленный на 10 пробных участках 160 видами) следующий :

Высота верхнего яруса 12—14 м., при толщине стволов в 30—40 см., полнота 0,8—0,9. Покрытие исключитнельно густого кустарникового яруса составляет 40—80%, травяного яруса 20—80%, моховой ярус отсутствует. Господствующие виды : *Quercus pubescens*, *Qu. cerris* и *Qu. petraea*, в смешении. В древесном ярусе наиболее частые отдельные экземпляры видов *Fraxinus ornus*, *Sorbus torminalis* и *Acer campestre*.

Самый характерный вид (F 5) местами *Vicia sparsiflora* II.

Второстепенными характерными видами, свойственные для этой группы ассоциацией (F 4), являются: *Quercus pubescens* V, *Fraxinus ornus* III—IV, *Sorbus domestica* I, *Prunus mahaleb* I, *Oryzopsis virescens* III, *Euphorbia polychroma* III, *Dictamnus albus* V, *Laser trilobum* I, *Lithospermum purpureo-coeruleum* IV и переходные характерные виды карстового-кустарникого леса : *Carex Halleriana* I, *Coronilla coronata* I.

Кроме вышеприведенных константных и субконстантных видов, необходимо назвать еще следующие (К V—IV): *Quercus cerris*, *Sorbus torminalis* (в горизонте кустарников), *Acer campestre* (в горизонте кустарников), *Crataegus oxyacantha*, *Evonymus verrucosa*, *Cornus mas* (массовый), *C. sanguinea*, *Melica uniflora*, *Dactylis glomerata*, *Brachypodium pinna-*

*tum, Geum urbanum, Lathyrus niger, Viola cyanea, Pulmonaria mollissima, Melittis melissophyllum, Veronica chamaedrys, Galium mollugo, Chrysanthemum corymbosum.* Приблизительно половина их вид *Quercetalia pubescentis-sessiliflorae* (F 3).

Типы лесов. Преобладают насаждения типа *Melica uniflora*, т. е. типа *Melica uniflora—Lithospermum purpureo-coeruleum.* Более редко образуются типы *Oryzopsis virescens, Brachypodium pinnatum*, а исключительно и характерный вид *Vicia sparsiflora.*

По распределению элементов флоры. количество континентально-понтических и понтическо-медитерранских видов, по сравнению с ассоциацией *Querceto-Cotinetum*, резко снижается (10 и 16%), в то же время виды Евразии, Европы и Средней Европы, подобно другим лесам, — хотя и в меньшем соотношении —, находятся в преобладающем большинстве (64%).

Экология. Эта ассоциация образовалась по большей части в южной экспозиции, но уже при более умеренных условиях местопроизрастания. Почва ее более глубокослойная, типичная рендзина, показывающая, однако, в верхнем слое следы начинавшегося выщелачивания. Значение pH здесь в среднем 6,7 (6,2—7,0). Более глубокий горизонт почвы ($A_2$) содержит уже обыкновенно рухляк песчаника, или доломита, следовательно карбонатный. Значение pH в этом более глубоком горизонте в среднем 7,0 (6,7—7,6).

Распространение. В среднедунайском бассейне это лесное сообщество всюду распространено, однако, занятая им площадь довольно ограничена.

## 8. Ассоциация*) *Fraxinus ornus — Fagus silvatica — Carex alba* (*Orno-Fageto-Caricetum albae seu Fageto-Ornetum*)

### Смешанный карстовый лес

Специальный фитоценоз крутых северных доломитных склонов. Стоит между карстовым кустарниковым лесом (*Querceto-Cotinetum*), имеющим самый сухой и теплый микроклимат и совсем противоположным буковым лесом (*Fagetum*), имеющим холодный влажный микроклимат. Образовался при естественном возникновении леса на скальном дерне (*Brometum*) северных склонов. На основании подлеска при-

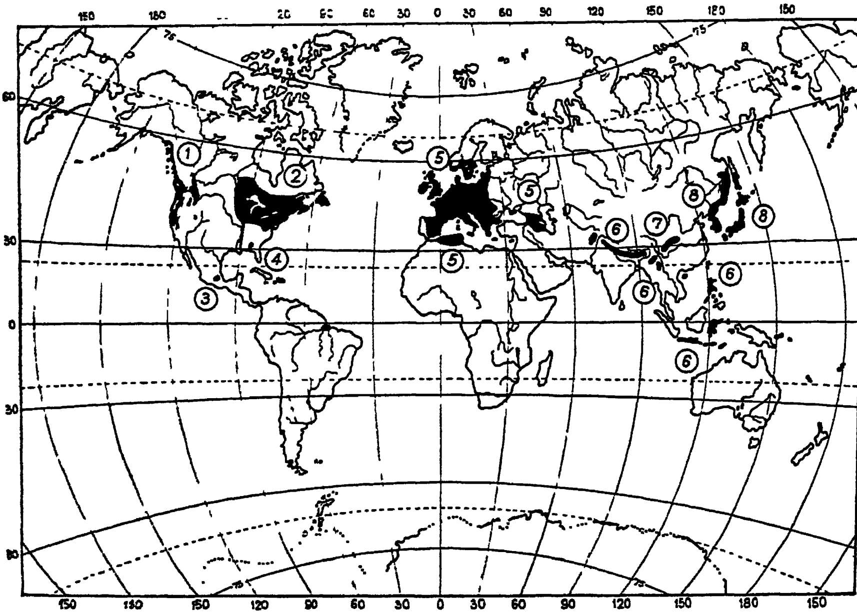
*) Этой ассоциацией необходимо посвятить гораздо больше внимания, ибо у нас еще не была осознана ее значение, а с другой стороны, она является, с точки зрения истории развития вегетации (эволюции) фитоценозов, весьма важным фитоценозом.

надлежит скорее к группе лесов дуба пушистого, чем к группе буковых лесов. Ее характеристика дается на основании социографических съемок, произведенных на целой территории нахождения ассоциации, вплоть до окрестностей озера Балатона (на 31 пробных участках около 250 видов цветковых растений).

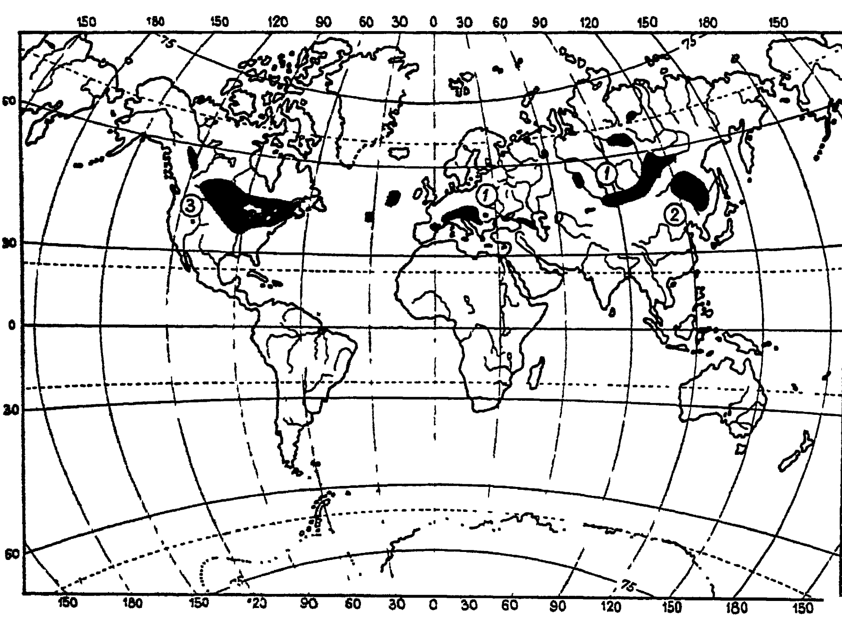
Соответственно постепенному изменению условий местопроизрастания, представлены все ступени, начиная от карликового до высокоствольного леса. Высота древесного яруса 6—12 (—18) м., при толщине в 20—40 см, полнота равна 0,5—0,8. Горизонт кустарников имеет 5—40%, горизонт же трав 20—90% покрытие. Горизонт мхов развит на 10—50%. Лесообразующими породами являются бук и цветочный ясень, последний обычно вступает под покров бука. Иногда присоединяются и одиночные экземпляры более устойчивой липы. При ветренной погоде уже издали белеет серебристо рябина (*Sorbus*) нередкая и в древесном ярусе группа *S. aria* и ее гибриды. Очень характерно тут разрежение насаждения и низкорослость бука. Отдельные старые экземпляры, разветвляющиеся уже на высоте одного метра, достигают только 6—8 м. высоты, нередко наблюдается суховершинность. Бук в этой зоне борбы леса за существование образует орографическую границу древесной растительности в направлении скал.

Самые характерные, но только локально по отношению паннонской флористической области видами являются (F 5) : *Taxus baccata* I, *Carex alba* V (доминатный), *Calamagrostis varia* III (местами кодоминатный), *Festuca amethystina* II (местами кодоминатный), *Allium victorialis* I и только с F 4 *Carduus glaucus* II (см. *Brometum* стр. 21.)

*Taxus baccata*. Среднеевропейский флористический элемент с атлантическо-медитерранским характером; близких родственников его находим в Восточной Азии, Северной Америке (сравни с картой № 15.) Самые большие его заросли в Средней Европе находятся в Венгерских Средогорьях, в южной части Баконьи, где насчитываются около 48 000 экземпляров. Мейзель (1939) очень удачно разъяснил фитоценологическую роль этого вида. Мои съемкивБаконьских горах всецело подтверждают его толкование. У нас характерным членом является вид *Orno-Fageto-Caricetum albae*, появляющийся иногда в массовом количестве, а иногда отдельно (*Fagetum*), ассоциация которого, как ниже указано, соответствует видам Мейзеля — *Sesleria* или »Buchenheidewald«. Возможно, что *Taxus* в Баконьских горах в малом количестве пережил глациалы плейстоцена и только его размножение (а не переселение) падает на первую часть пыльцеаналитического постглациального букового периода (бронзовый век.)



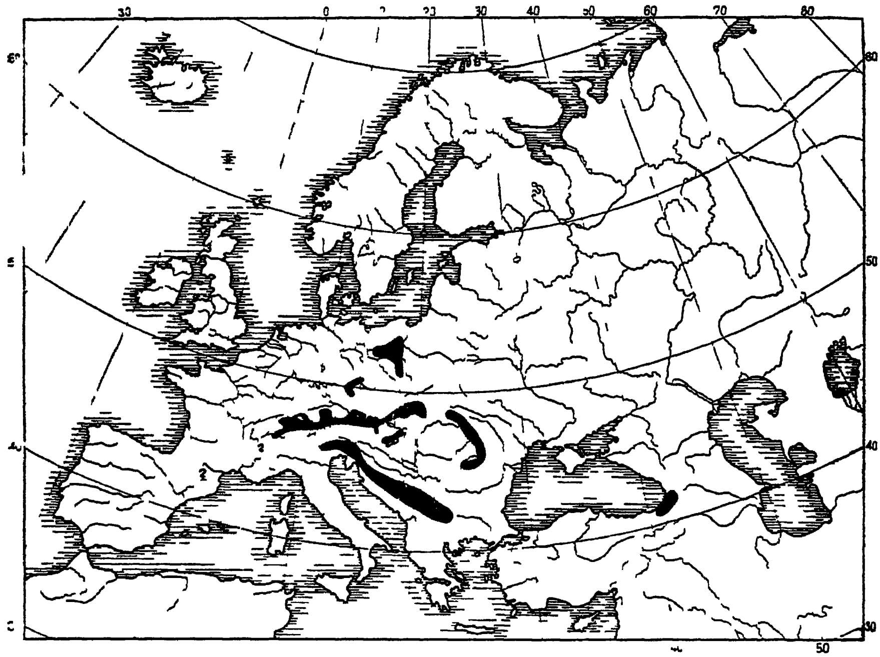
15. Ареал *Taxus*. Номера по порядку обозначают 8 видов, принадлежащих к этому роду. (»Деревья и кустарники СССР« I. 1949).



16. Ареал *Carex alba* и близко родственных видов. 1. *Carex alba*, 2. *C. ussuriensis*, 3. *C. eburnea*. (Оригинал).

*Carex alba*. Евроазиатский флористический элемент, имеющий, однако, в Средней Европе деальпийский характер. Принадлежит к секции »*Albae*«, дальневосточным представителем, которой является *C. ussuriensis*, северо-американским же *C. eburnea* (см. карту 16.). В Венгерском Средогорье он встречается только в задунайской части и исключительно только на доломите, как чрезвычайно постоянный вид ассоциации *Orno-Fageto- Caricetum albae*. У нас его можно встретить только редко в некоторых фитоценозах, зато в Северных Карпатах (Клика 1936) и в Восточных Альпах (Кнапп 1944) в буковых лесах, причисляемых к виду *Fagion* он уже выступает массово. В Альпах он чаще всего встречается вместе с *Daphne cneorum* и *Festuca amethystina*, а также и с характерными видами »Reliktföhrenwald«, описанные Шмидом (1936). Определенная систематическая изолированность секции *C. alba*, ее географическое распространение (см. распространение вида *Taxus*) и синоэкологическое поведение указывают на вероятность ее аркто-терциального (интергляциального) происхождения. В низких горах Южной Европы и следовательно и в Динаридах и в задунайских частях Венгерского Средогорья, она могла пережить гляциалы плейстоцена. После окончания последнего гляциала, она из убежищ, вместе с лесами *Pinus silvestris*, продвинулась вперед вглубь Альп. Из рефугий Алтая и Южного Урала (см. Келлер—Сукачев : »Вегетация СССР«, 1938, с картой Лавренко) она тоже в постгляциалах могла продвинуться далеко на север, к границам тундры (Тиманьские горы). Ее продвижению способствуют у нас сносы Дуная, например Сигеткэз, а в Западной Сибири вдоль реки Иртыша.

*Festuca amethystina*. Среднеевропейский элемент монтанодеальпийского характера (см. карту 17.). В Венгерских Средних горах до сих пор не был обнаружен. В 1947 году был найден мною путем фитоценотических исследований в горах Буды, а в 1949 году нашел его в 8 местах в Кестхейльских горах, недалеко от озера Балатона. У нас он является совершенно постоянным видом ассоциации *Orno-Fageto-Caricetum albae* (доломит). В Альпах он представляет собой характерный вид »Reliktenföhrenwald«, т. е. *Chamaebuxo-Pinetum* (Шмид 1936, Кнапп 1942, 1944), однако, он ни в коем случае не является типичным видом лесостепной полосы *Pulsatilla*, как это утверждает Шмид. В Карпатах, где по сравнению с Альпами плейстоцененное оледенение было незначительно, он и в настоящее время является типичным видом для субальпийского вида *Seslerietalia coeruleae*. Так например в Закарпатской Украине и в Трансильвании одной из его разновидности является *ssp. orientalis*, или же *ssp. inarmata* (Крайна 1930), в то время как



17. Ареал *Festuca amethvstina* Карта одновременно предоставляет различные разновидности и вариации пород. (Оригинал).

в Татрах и их окрестностях встречающийся *F. Tatrae* (*Seslerieto-Festucetum Tatrae* Sillinger 1933 и т. д.) можно считать даже самостоятельным видом. В Венгерском Средогорье *F. amethystina* является гляциальным реликтом и вытеснен к нам в плейстоцене деальпийскими дернами *Sesleria*. В настоящее время, однако, он оторван от них даже в скальном дерне *Bromus erectus*, имеющем такой же характер, как и *Seslerietum* и не может произрастать на открытых местах, а только под защитой пологом насаждений ассоциации *Orno-Fageto-Caricetum albae*.

*Calamagrostis varia*. Является также среднеевропейским монтано-деальпийским видом, но более широко распространенным, чем первый. В Азии, однако, он уже не встречается. У нас произрастает разбросано на всей территории Средогорья (значит и в северовосточной части). Однако, даже на основании самых близких родственных видов, его нельзя считать евросибирским, северoконтинентальным лесостепным элементом, как это утверждал Мейзел (1940). Из сродственных ему видов, вид *C. macilenta* эндемически встречается в Алтайских горах, все остальные 4 вида произрастают в высоких горах Средней Азии, памирском Алтае, Тиен-Шан, Гималаях, Джунгарии и

Кашгарии (Комаров: Флора СССР, II. 1934). В Венгерском Средогорье является типичным членом ассоциации *Orno-Fageto-Caricetum albae* и *Seslerietum Heuflerianae* (горы Бюкк, Зольоми 1934). В Альпах он представляет собой характерный вид сообщества *Chamaebuxo-Pinetum* (1. с., — см. приведенную выше литературу), но и в илирском переходном поясе он является постоянным и массовым и в ассоциации *Ostryeto-Fraxinetum orni* (напр. Караванки Айхингера 1933, Кнапп 1944). За пределами Альп произрастает чаще всего вместе с дернами типа *Sesleria* деальпинского характера, или же присоединяясь к ним (»Buchenheidewald«, Мейзель 1939). У нас он является глациальным реликтом.

*Allium victorialis*. Альпийско-циркумполярный флористический элемент. В Европе встречается часто в высокогорных и субальпийских региях, а также в поясе *Pinus montana*, причем только в исключительных случаях спускается вниз до высоты 1000 м., но в Восточной Сибири он произрастает и ниже. У нас встречается только исключительно в долине Бурок Баконьских гор на высоте 280—330 метров, как глациальный реликт (Яворка 1930).

Второстепенные характерные виды (F 4), свойственные для группы ассоциации лесов из пушистого дуба (*Quercion pubescentis-sessiliflorae*). Из этой группы чаще всего встречаем следующие виды (K II—V): *Fraxinus ornus* V (кодоминатный), *Quercus pubescens* II, *Cotoneaster orientalis* II, *Oryzopsis virescens* III (местами доминатный), *Dictamnus albus* II. Дальнейшие 9 видов федерации только с K I, между ними встречается локально в Кестхейльских горах вблизи Балатона —, с показателем K V *Coronilla emerus* и *Mercurialis ovata*.

Между видами третьего порядка, характерными видами (*Quercetalia pubescentis-sessiliflorae*), с показателем (F 3) из более постоянных (K III—V) являются: *Sorbus aria-cretica* и группа x *S. torminalis* (*S. semiincisa, vértesensis, bakonyensis, Rédliana* и т. д.) — вместе с показателем K IV, *S. torminalis* III, *Cornus mas* IV (массовый), *Viburnum lantana* IV, *Brachypodium pinnatum* III, *Polygonatum odoratum (officinale)* IV, *Arabis turrita* III, *Cytisus nigricans* III, (только в Кестхейских горах с показателем K IV *Euphorbia angulata*), *Hypericum montanum* III, *Laserpitium latifolium* IV, *Primula veris* canescens* IV, *Cynanchum vincetoxicum* IV, *Melittis melissophyllum* IV, *Campanula persicifolia* V, *Chrysanthemum corymbosum* V.

Из характерных видов группы буковых лесов (*Fagion*), (имеющим здесь, однако, только показатель F 2), встречаются более часто следующие виды с показателем K II—V: *Fagus silvatica* V (доминант-

ный с меньшей жизненностью), *Carex digitata* IV, *Asarum europaeum* II, *Aquilegia vulgaris* longisepala* II (местами с показателем F 3—4), *Aconitum vulparia* II, *Mercurialis perennis* III (часто к *M. ovata* переходный транзитный вид !), *Euphorbia amygdaloides* III. Дальнейших 12 видов федерации только с показателем K 1. Из характерных видов *Fagetalia* более постоянными у нас являются только два вида: *Acer platanoides* III и *Lilium martagon* III.

Переходящими более часто сюда видами ассоциации скальных *Brometum* являются: *Biscutella laevigata* III, *Polygala amara* II, *Phyteuma orbiculare* II, из видов *Festucetalia* же *Carex humilis* III (кодоминантный) и *Erysimum pannonicum* III.

Кроме упомянутых до хис пор константных-субконстантных видов, произрастают еще (K IV—V): *Berberis vulgaris, Evonymus verrucosa, Hedera helix, Dactylis glomerata s. l., Anthericum ramosum, Cardaminopsis arenosa, Teucrium chamardrys, Galium mollugo s. l., Campanula rapunculoides, Solidago virga-aurea, Chrysanthemum leucanthemum s. l., Hieracium murorum s. l.*

Из приведенного перечня легко обнаружить переходный характер *Fageto-Ornetum* между лесами пушистого дуба и буковыми лесами. Вследствие большого числа и постоянности видов, свойственных дубовым лесам (*Quercetalia pubescentis-sessiliflorae*), я причислил эту ассоциацию к дубовым лесам. Вопрос классификации в данном случае имеет совершенно второстепенное значение, но важен тот факт, что несмотря на переходный характер, речь идет о самостоятельной ассоциации, ясно характеризованной локальными, свойственными ей видами, появляющейся в постоянном составе, а не только о простой переходной зоне между ассоциациями.

В моховом ярусе образовалась характерная для ассоциации *Bromus erectus-Daphne cneorum*, распространяющаяся и сюда синузия *Ctenidium molluscum-Scapania calcicola* и синузия тенистых лесов карбонатных скал *Neckera-Anomodon*. Кроме видов *Scapania*, типичными для этой ассоциации являются еще: *Distichium montanum, Bartramia Oederi, Myurella julacea, Solorina saccata* и т. д.

Типы лесов. Чаще всего встречается чистый вид *Carex alba* и довольно частая разновидность *Carex alba — Oryzopsis virescens*. *Carex humilis* может замещать *C. alba* и появляться в смешении с ней и вместе с *Calamagrostis varia*, *Festuca amethystina* и *Bromus erectus* в различных комбинациях. Только в Баконьской долине Бурок можно встретить тип *Allium victorialis*. Все они могут быть причислены к главному лесному типу *Sesleria* скалистых лесов. В задунайской части Венгер-

ского Средогорья, исключительно в горах Буды (до Надьсала), образовалась скальная ассоциация *Seslerietum* и здесь в этой нашей ассоциации, в виде исключения, можно найти тип *Carex alba — Sesleria Sadleriana*, что доказывает правильность приведенной выше классификации.

Распределение флористических элементов почти такое же, как и в ассоциации *Querceto-Lithospermetum*. Количество континентальных и понтических элементов 9%, понтическо-медитерранских, медитерранских и атлантическо — медитерранских элементов всего 14%. Общее количество видов, встречающихся в Евраазии. Европе и Средней Европе всего 60%. Количество альпийских, альпийско-балканских и среднеевропейских-монтанских элементов 5%, что в сравнении со всеми остальными лесными ассоциациями представляет собой значительное количество.

Экология. Представляет собой фитоценоз самых крутых, — часто 30—40° —, холодных, рухляковых и скалистых склонов, экспонированных на север и северо-запад. Образовался, главным образом, на рухляковых склонах, находящихся под и между скалами, покрытыми ассоциацией *Brometum*, реже на скалистых гребнях, но всегда исключительно только на доломитной коренной породе. В северных Баконьских горах, где выпадает большое количество осадков и температура ниже, встречаются уже и в южной экспозиции. Почва ближе к скелетной, чем к рендзине. Средняя величина pH 7,3 (7,1—7,9). Все это, а также и зарастание травой дернового яруса. вследствие сквозных крон деревьев, объясняет причину отсутствия раннего аспекта геофитов. Интересную противоположность этому показывает *Tilio-Fraxinetum*, очень буйный, ранне-весенний геофит, образовавшийся также на рухляковом склоне, но преимущественно на известняке (см. стр. 46.).

Встречается на территории от Буда-Пилишских гор до Балатона, т. е. до Кестхейльских гор на высоте 270—460 м. В северном Баконье встречается уже только в обедневшем варианте, в котором является постоянным вид *Primula acaulis*. Самой близкой этой нашей ассоциации, по ее зарослям, является описанная в доломитных горах возле Вены-Бадена ассоциация *Euphorbio-Quercetum alto-vindobonense* (Кнапп 1944, 76% общих видов). Несомненно имеет связь с иллирским сообществом *Ostryeto-Fraxinetum orni*, далее с »Reliktföhrenwald«-ом Альп и Карпат, а наконец и с »Buchenheidewald«-ом (Мейзель 1939).

Необходимо еще заметить, что причина сохранения глациальных реликтов задунайского Средогорья, не может быть объяснена одним

только холодным микроклиматом глубоких скальных долин (Борош 1940). Необходимо учесть и доломитное явление (феномен), имеющее даже решающее значение (Зольоми 1942). Это разъясняет, в первую очередь, образование и нашей переходной ассоциации, в которой жизненность доломитных видов (*Fagus*, *Bromus erectus* и т. д.), т. е. их конкуренция снижается, а тем самым сохраняются реликтные виды (см. Зольоми 1939). В нашем фитоценозе соприкасаются, скрещиваются или преобразуются виды растений различных климатических возрастов в фитоценозах с различной экологией (появление альпийских и медитерранских элементов на одном месте, на окрайне Восточных Альп, см. Шарфеттер 1938). Эта ассоциация и местообитание являются колыбелью гибридов и мелких видов *Sorbus aria-cretica* x *S. torminalis*. Замечательно отметить часто встречающуюся транзитную форму между видами *Mercurialis perennis* и *M. ovata*.

### d) Смешанные насаждения и буковые леса.

Обще распространенные мезофильные, иногда слабо гигрофильные, высокоствольные леса умеренной Средней Европы, причисляем к ассоциации буковых лесов, в широком значении (*Fagion s. l.*). В противоположность прежним группам дубовых, характерно массовое появление геофитов. Разделение буковых лесов на две группы (*Eu-Fagion*, *Fraxino-Carpinion*) в бассейне среднего Дуная, едва ли может быть осуществлено (Хорват 1938, Клика 1940, Кнапп 1942, 1944).

### 9. Ассоциация *Tilia platyphyllos-Fraxinus excelsior* (*Tilio-Fraxinetum matricum*)

### Липово-ясеневый лес

Тогда как предыдущий фитоценоз встречается исключительно на доломите, *Tilio-Fraxinetum* встречается чаще всего на известняке, где он является характерным для холодных осыпей, скалистых склонов и высоких вершин. Состав насаждений гор Буды (на 10 пробных участках 135 видов) следующий :

Высота лесного яруса, при диаметре штамбов в 10—15 см., 8—12 м., сомкнутость крон 0,8—0,9. Покрытие кустарникового яруса 20—60%, травяного яруса 20—90%, развитие мохового яруса 40%. Насаждения состоят из нескольких видов *Tilia* и *Fraxinus excelsior*, к ним часто бывает примешан еще и *Acer platanoides*. Характерную черту придает насаждению поросль, разрастающаяся венцеобразно из застарелых липовых пней, вклиненных в поросшие мхом известня-

ковые скалы. Иногда из одного пня вырастают 10—12 порослевых стволов. *Cornus mas* является массовым в ярусе кустарника, где нередко достигает величину дерева.

Самыми характерными видами (F 4—5) могут считаться следующие виды: *Gagea minima* IV, *Waldsteinia geoides* II, *Geranium lucidum* IV.

*Gagea minima*. Континентальный флористический элемент, на север продвигается в Скандинавию, граница его восточного распространения Урал, Югозападная Сибирь, Кавказ и Малая Азия. На Балканах не встречается южнее Албании и Македонии, в Апенинах редко. В западном направлении встречается все реже, затем и изолированно в Эльзас-Лотарингии. В горах Буды постоянный вид ассоциации *Tilio-Fraxinetum* (как исключение встречается и в *Querceto-Carpinetum*).

*Waldsteinia geoides*. Этот северобалканско-карпатский флористический элемент встречается часто в Венгерском Средогорье, юговосточнее от гор Буды. (Здесь он еще редко встречается). В восточном направлении он продвинулся до окрестностей верхнего Днестра, в Крыму и на Кавказе его вероятно нельзя встретить (Гроссхейм его уже не упоминает в своем труде о флоре, вышедшим в 1949 году). В упомянутых местах Венгерского Средогорья он является характерным и массовым видом ассоциаций *Tilio-Fraxinetum* и *Spiraeetum mediae* (Зольоми 1936). Массово встречается также в Буда-Пилишских горах и в изгибе Дуная в ассоциации *Querceto-Cotinetum*. В Трансильвании Шоо (1949) считает его характерным видом группы ассоциации *Fagion*. Часто наблюдается и то свойство реликтовых видов, что они появляются в наиболее по характеру противоположных, но всегда специальных, или переходных фитоценозах. *Waldsteinia* является терциальноинтергляциальным реликтом, который с ассоциацией *Tilio-Fraxinetum* постгляциального теплого возраста, расширял свой ареал из рефугий.

*Geranium lucidum*. Европейский флористический элемент, имеющий, однако, атлантическо-медитерранско-ориентальный характер. На востоке, в районе Черного моря, продвинулся к Кавказу, к Туркменским горам и к Ирану. В медитерране он является обыкновенным элементом и распространяется от Мадейры до Сирии. Вследствием заноса, он в Средней Европе появляется в многих местах. В Венгерском Средогорье он в данной ассоциации вероятно находится на коренном местообитании и поэтому является весьма характерным !

Второстепенными характерными видами (F 4), свойственными для буковых лесов (*Fagion*), являются: *Fagus silvatica* I, *Acer pseu-*

*doplatanus* II, *Carpinus betulus* III, *Elymus europaeus* II, *Carex digitata* I, *Asarum europaeum* III, *Stellaria holostea* III, *Dentaria bulbifera* I, *D. enneaphylla* I (характерный вид *Fagetum* здесь только встречается исключительно и всегда под буком), *Mercurialis perennis* IV (доминантный), *Euphorbia amygdaloides* II, *Pulmonaria officinalis* II, *Asperula odorata* II. Локально характерны: *Omphalodes scorpioides* I и *Adoxa moschatellina* III.

Кроме упомянутых константно-субконстантных видов, следует упоминать еще следующие (K IV—V): *Tilia platyphyllos, — caucasica, — pseudorubra* совместно (доминантные), *Fraxinus excelsior* (кодоминантные), *Acer campestre* (в кустарниковом ярусе), *A. platanoides, Evonymus verrucosa, Staphylea pinnata, Cornus mas* (массовый), *Viburnum lantana, Hedera helix, Dactylis glomerata s. l., Melica uniflora* (доминатный), *Bromus ramosus, Arum maculatum, Polygonatum multiflorum, Galanthus nivalis, Anemone ranunculoides, Corydalis cava* (доминантный), *C. solida, Alliaria officinalis, Geranium Robertianum, Viola odorata, Lamium maculatum, Veronica hederifolia, Asplenium trichomanes.* Половина этих является видами *Fagetalia* (F 3).

В моховом ярусе являются характерными (!), или более постоянными видами, следующие: *Neckera Besseri, N. complanata, Isothecium filescens* !, *Camptothecium Philippeanum, C. sericeum, Cirriphyllum crassinervium* !, *C. Vaucherii* !, *Thamnium alopecurum* !, *Hypnum cupressiforme, H. incurvatum, Metzgeria furcata, Madotheca platyphylla, Cololejeunea Rosettiana* !, или же одна синузия типа *Neckera-Camptothecium-Cirriphyllum.* Как исключение появляется и синузия *Ctenidium molluscum-Scapania aspera.*

Типы лесов. Мозаично чередуются типы *Melica uniflora* и *Mercurialis perennis.* В одном случае встречался и тип *Lamium maculatum-Anthriscus silvester.* Характерный, хорошо развитый, ранневесенний аспект геофитов представляет, появляющийся в качестве весеннего типа, *Corydalis cava.* Впрочем, множество геофитов характерно и для всех ассоциаций, о которых уже шла речь.

Флористические элементы. Количество континентальных и понтических видов совсем незначительно (2%). Пропорция понто-медитерранских, медитерранских и атлантическо-медитерранских элементов — 12%, т. е. из всех ассоциаций, принадлежащая к группе *Fagion* самая большая. Евроазиатские, европейские и средне-европейские (22%) элементы имеют перевес (70%).

Экология. Эта ассоциация образовалась, главным образом, на крутых, скалистых и каменистых, валунных северных и северосточ-

ных склонах гор, состоящих из дахштейнского известняка. Если крутизна горных склон уменьшается, то его место обыкновенно занимают грабоводубовые леса (*Querceto-Carpinetum*). Микроклимат холодный и уравновешенный (папоротники !). В углублениях между грубыми и большими известняковыми камнями, накопилась черная, насыщенная известью, гумусная почва, типичная рендзина, значение pH у которой колеблется между 6,7 и 7,8. Почва сохраняет свою влажность и в летние засухи, что кажется обеспечивает более постоянную и более интенсивную деятельность бактерий. Состав подлеска указывает на изобильное присутствие азота, т. е. на сильную нитрификацию в почве.

Распространение. *Tilio-Fraxinetum* характерная ассоциация, особенно в северовосточных частях Венгерского Средогорья (Зольоми 1936), но в немного иной вариации мы находим ее и на более высоких вершинах гор Гереце и Баконь. В горах Буды она встречается на высоте 300—500 метров. Ассоциация *Acereto-Fraxinetum* (»Schluchtwald«) совершенно не тождественна с ней (Шоо 1945). Она, повидимому, представляет собой редкий, но характерный фитоценоз субмонтанско-субмедитерранской регии более южной части Средней Европы (»Lindenblockhaldenwald«).

* * *

Неоходимо упомянуть и о тех лесных ассоциациях, которые неуместно разбирать в связи с лесомелиорацией обнажений, но которые играют значительную роль в нормальном лесоводстве. Впрочем и ради понимания сукцессионной схемы и дальнейшего сопостановления, необходимо сказать о них несколько слов.

*Querceto-Potentilletum albae pannonicum.*

Самая распространенная ассоциация дубравной группы *Quercion pubescentis-sessiliflorae* в горах Буды. Господствующими видами являются: *Quercus petraea* и *Qu. cerris*. Наиболее характерными видами: *Potentilla alba, Vicia cassubica*. Лесные типы: *Festuca heterophylla* (*-Carex montana*), *Poa nemoralis* и *Melica uniflora*. Почва без извести, окисляющаяся на различных породах. Средние значения pH: в горизонте $A_1$— 5,3, а в горизонте $A_2$— 4,9.

*Querceto-Luzuletum nemorosae subcarpaticum.*

Только несколько изолированных и обедневших насаждений этой ассоциации представляют дубравные группы с кислой почвой (*Quercion roboris-sessiliflorae*). Господствующим видом насаждения

является *Qu. petraea*. Наиболее характерными являются *Luzula nemorosa-luzuloides*, и несколько мхов (*Dicranum longifolium, Bartramia pomiformis*). Лесные типы : *Luzula, Dicranum-Cladonia*. Только на свободном от извести кварцовом песчанике, (»харшхедьском« песчанике), почва крайне кислая: pH в горизонте $A_1$— 4,7, а в горизонте $A_2$— 3,9.

*Querceto-Carpinetum pannonicum.*

Грабово-дубовый лес является второй очень распространенной ассоциации в горах Буды, которая образуется на любой породе. Может быть причислена к группе ассоциации *Fagion*. Виды *Quercus petraea* и *Carpinus betulus* образуют эту ассоциацию. Самым характерным видом является *Helleborus dumetorum*, а местами и *Eranthis hiemalis*. Между лесными типами более всего распространены, богатый геофитами, тип *Asperula odorata* и *Melica uniflora*. Почва без извести, окисляющаяся. Средние значения pH: в горизоннте $A_1$— 6,2, а в горизонте $A_2$— 4,7.

*Querceto-Carpinetum caricetosum pilosae.*

Субассоциация предыдущей. В ее ярусе уже бук играет значительную роль. Она относится к типу *Carex pilosa*. Почва более кислая, чем у предыдущей, соответственные значения pH 5,6 и 4,5.

*Fagetum hungaricum.*

Буковые леса занимают только ограниченную территорию в горах Буды. Лесообразующей породой является исключительно бук *Fagus silvatica*. Характерным видом ассоциации является *Dentaria enneaphylla*. Разделяется на много типов леса, из которых самый распространенный тип *Mercurialis perennis*, довольно часто встречается и тип *subnudum* —, а характерным типом является *Aconitum vulparia*. Встречается исключительно только на карбонатных коренных породах. Почва его рендзина, средние значения pH в горизонте $A_1$— 6,9, в горизонте $A_2$— 7,2.

*Ulmeto-Fraxineto-Roboretum.*

Представлена фрагментами на почвах долин. Господствующими породами являются *Quercus robur* и *Fraxinus excelsior*. Представитель пойменных лесов.

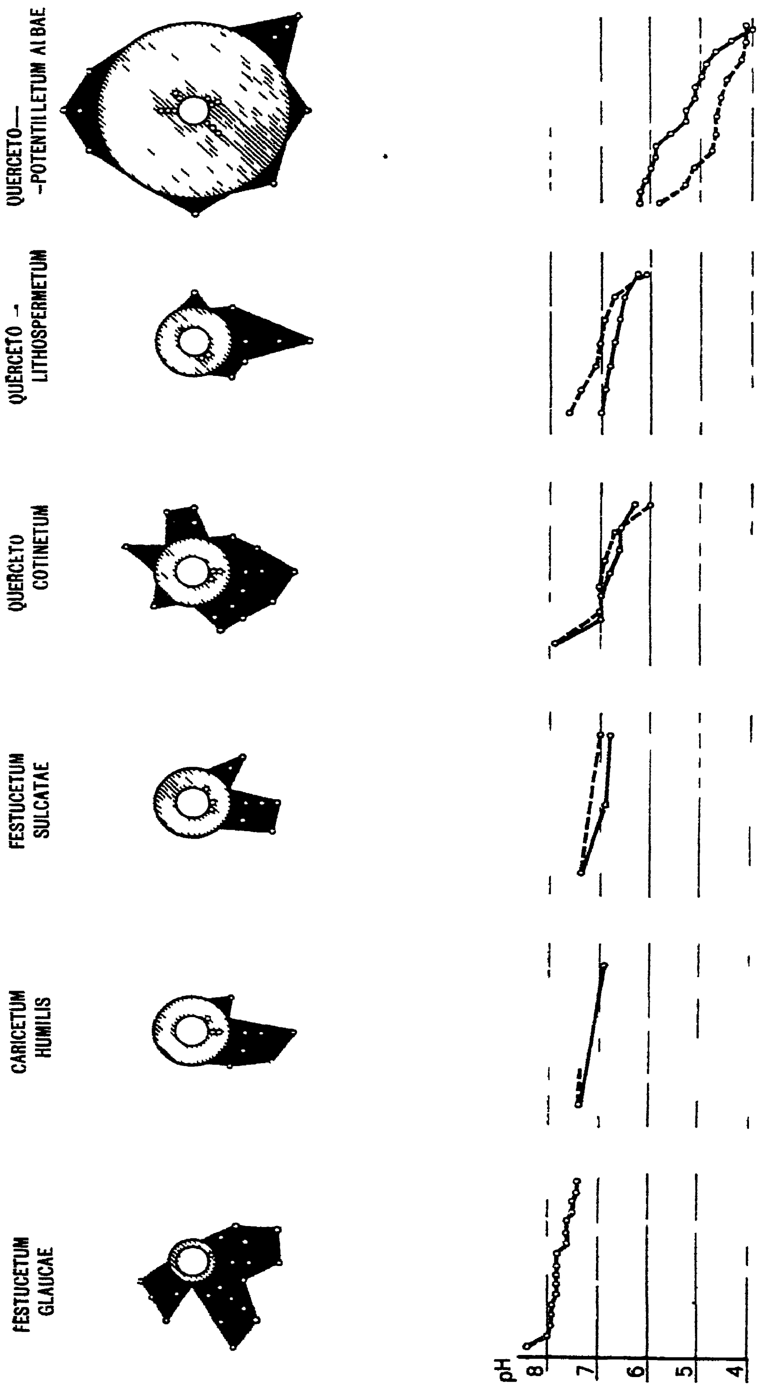
* * *

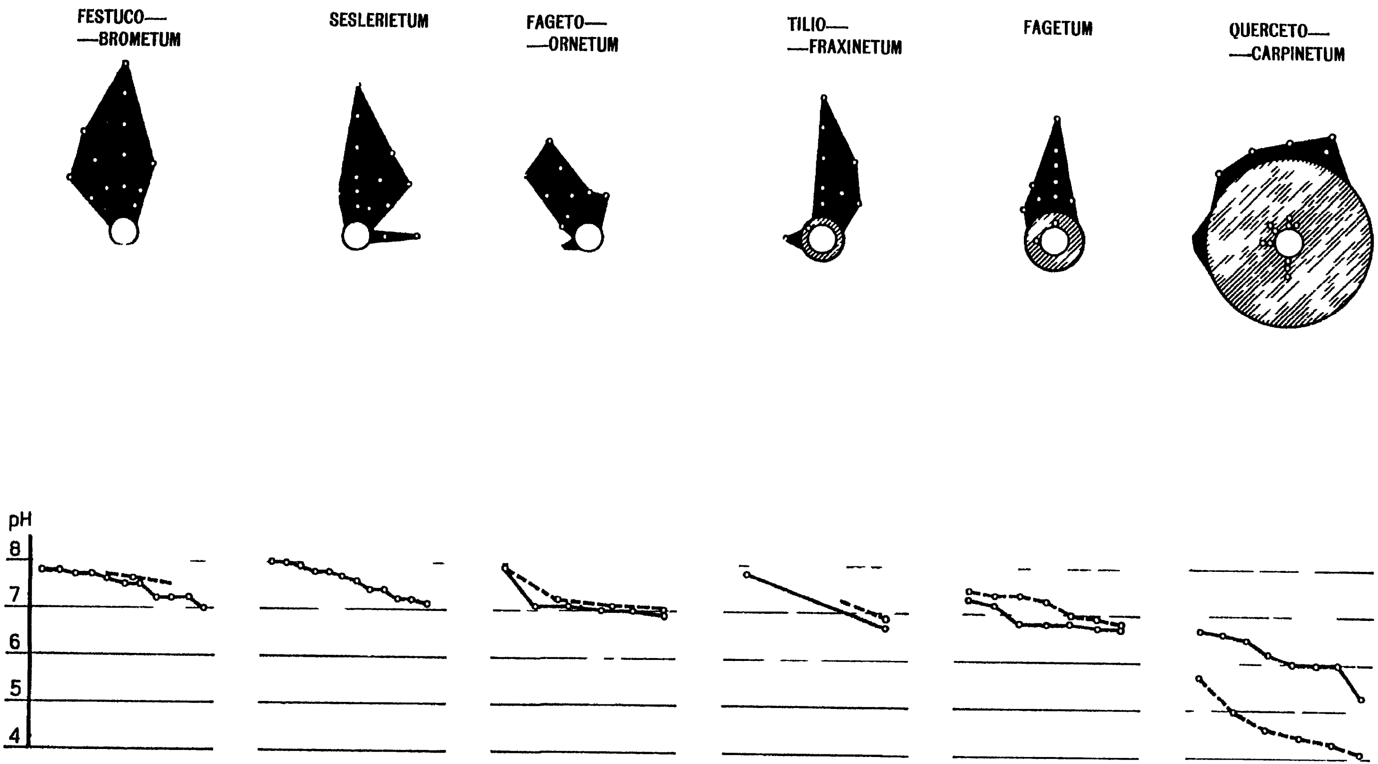
Резюме. На основании приложенных экспозиционных и почвенных диаграмм, кратко изложим климатические и почвенные требования отдельных разбираемых фитоценозов.

Необходимо, однако, сначала разъяснить впервые примененный тут способ изображения.

Круговые диаграммы сочитают (комбинированно) данные экспозиции и угла наклона на месте произрастания ассоциационных составов. В середине диаграммы маленький белый кружок. От этого кружка были нанесены данные экспозиции и угла наклона следующим образом: если место произрастания рассматриваемого фитоценоза находилось на равнине, или же уклон не превышал 5°, то радиус исходного кружка, служащего центром, был увеличен на ½ единицы. Очерченная таким образом территория, окрашенная в серый цвет, показывает сколько раз данная ассоциация была найдена на территории, считающейся практически ровной. Если угол наклона превышал 5°, то отрезки наносились в направлении, соответствующем стороне света измеряемой экспозиции, исходя при этом из белого кружка (если данная ассоциация не встречалась на ровном рельефе), или же из большего круга, ограничивающего внешнюю серую поверхность (если ассоциация встречалась и на ровных условиях рельефа). При наклоне в 5—25°, мы наносили расстояние на 1 единицу, при наклоне, превышающем 25° на 2 единицы. Соединение крайних пунктов дает диаграмму экспозиции наклона данной ассоциации (поверхность зачерчена). Из диаграмм можно, без того чтобы производить микроклиматические исследования, в главнейших чертах установить относительные климатические требования отдельных ассоциаций. Этот способ изображения пригоден также для сравнения относительных климатических требований отдельных ассоциаций.

Под каждой отдельной диаграммой экспозиции нами были нанесены, в виде диаграммы, значения pH почвы данной ассоциации, измеренные колориметрическим путем. Сплошная жирная линия показывает данные верхнего слоя почвы горизонта $A_1$ (в среднем 0—10 см.), собранные в порядке величины показателей (слева направо следуют все низшие показатели). Тонкая прерывистая линия, подобным образом, показывает значения pH более глубокого слоя почвы, т. е. горизонта $A_2$. Каждое отдельное установленное данное, относящееся к различным зарослям, отмечается кружком (подобным образом и в диаграммах экспозиции). Из диаграмм можно узнать величину и повторяемость значений pH, измеряемых в почвах отдельных ассоциаций. В отдельных случаях, когда разница значений pH горизонтов $A_1$ и $A_2$ была минимальной, мы два горизонта не различали. В данном случае из диаграмм pH можно узнать и то, встречается ли данная ассоциация на известково-гумусовой (рендзина, Са-почва), или же на подзолистой почве (Н-почва). В случае рендзин, значения pH горизонта $A_2$ (пунктированная линия), или тождественны, или же, в связи с накоплением


FESTUCETUM GLAUCAE
CARICETUM HUMILIS
FESTUCETUM SULCATAE
QUERCETO COTINETUM
QUERCETO – LITHOSPERMETUM
QUERCETO— –POTENTILLETUM ALBAE
pH
8
7
6
5
4




18. Сравнительная экспозиционная и почвенная диаграмма фитоценозов гор Буды. Верхний ряд содержит фитоценозы склонов, имеющих южную экспозицию, нижний же ряд фитоценозы склонов, имеющих северную экспозицию в последовательности, соответствующей биотической сукцессии, слева-направо На правой стороне обоих рядов находятся две климаксных ассоциации (Оригинал).

известнякового рухляка, более высокие, чем значения pH в горизонте $A_1$. В горизонте $A_2$ подзолистых почв, т. е. в горизонте выщелочивания, значения pH ниже значений горизонта $A_1$.

Рассмотрим сперва верхнюю половину серии диаграмм, исходящей из обнажений южных склонов. Соответственно сукцессии, (см. сукцессионную схему на стр 13.), слева направо следуют скальные травы (*Festucetum glaucae*, вместе с субассоциационной *Stipa pulcherrima*), затем степные луга (*Caricetum humilis, Festucetum sulcatae*). Скальный дерн *Festuca glauca* представляет собой самые крайние условия места произрастания, и чаще всего находим его на более теплых южных, югозападных склонах как исключение на скалистых северозападных гребнях и только в одном случае он встречался в экспозиции не превышающей 5°. В почве значения pH самые высокие из всех растительных ассоциаций.

Степные луга встречаются уже не в таких крайних микроклиматических условиях. Хотя они чаще всего расположены в южной, юговосточной, или югозападной экспозициях, как это и показывает диаграмма однако, они появляются и на карстовых плато с мелким слоем почвы и почти плоским рельефом.

*Querceto-Cotinetum* находится, главным образом, в южной и югозападной экспозициях, но на скалах появляется и в иных экспозициях. Следующий член сукцессии *Querceto-Lithospermetum* встречается, в большинстве случаев, тоже на южных склонах, но появляется и на почти ровных карстовых плато.

Последний член серии *Querceto-Potentilletum albae* преобладает на территориях без наклона, или на склонах с различной экспозицией, но со слабым наклоном. Из этого следует, что в горах Буды с *Festucetum glaucae* по *Querceto-Lithospermetum* все ассоциации являются микроклиматическими, а только последний член серии *Querceto-Lithospermetum* является климатическим фитоценозом.

Параллельно с характеризированными условиями изменяются и почвенные условия рассматриваемых ассоциаций. Все микроклиматические ассоциации азональные и встречаются на рендзиновых почвах. В почве начальной ассоциации *Festucetum glaucae* значения pH между всеми фитоценозами самое высокое. У лесов дуба пушистого наблюдаются, в отдельных случаях, уже следы начавшегося выщелочивания. Но диаграмма значений pH климатического фитоценоза *Querceto-Potentilletum albae* вполне определенно указывает на постепенное окисление почвы и ее оподзоливание. Значит, в горах Буды, на соответствующих общеклиматическим условиям и на зонально

появляющихся, слабо подзолистых почвах, ассоциация *Querceto-Potentilletum albae* приспособлена к современным общеклиматическим условиям и сформировалась как климатическая ассоциация (климакс).

Теперь перейдем к разбору склонов, экспонированных на север и рассмотрим нижнюю половину приложенной серии диаграмм. Тут первыми оформленными ассоциациями склалистых обнажений являются *Brometum erecti* и *Seslerietum budensis*, которые, как это видно также из диаграмм, на нашей территории (в горах Буды) связаны в своем произрастании с узко ограниченными экологическими условиями и образовались только на крутых склонах, экспонированных, большей частью, на север, значит, имеющих на местах самый холодный микроклимат. Процесс лесомелиориации, на местах с подобным микроклиматом, ведет к ассоциациям *Orno-Fageto-Caricetum albae* и *Tilio-Fraxinetum*. Из диаграмм наглядно видно, что в горах Буды *Fagetum* нельзя рассматривать как климатическую ассоциацию, т. е. буковый вегетационный пояс не мог образоваться. Последний член серии диаграммы и последний член сукцессии в более высоких частях гор, при современных макроклиматических условиях, это сообщество *Querceto-Carpinetum* является, таким образом, ассоциацией по большей части ровных территорий, стоящих под воздействием общих макроклиматических условий.

Почвенные условия и тут параллельны с серией развития вегетации. Упомянутые четыре микроклиматические ассоциации встречаются на рендзине, почва дерновой растительности скал имеет определенно щелочную реакцию, под соседними же лесами она, по большей частью, нейтральная. Почва климатического фитоценоза *Querceto-Carpinetum*, подобно как и *Querceto-Potentilletum albae* — подзолистая, кислая.

И наконец, — что в связи с нашей современной практической проблемой является самым важным — из двух серий диаграмм ясно выявляется и то, что климатические (макроклиматические) и почвенные требования, сущим фитоценозам обнажений, имеются и у следу, ющих лесных фитоценозов :

а) на склонах, экспонированных на юг, юговосток и югозапад, на сухих мелкоземнистых вершинах — *Querceto-Cotinetum* и *Querceto-Lithospermetum*,

б) на склонах, экспонированных на север, северовосток и северозапад — *Orno-Fageto-Caricetum albae* и *Tilio-Fraxinetum*.

Значит, это те фитоценозы. древесные заросли, которых (деревья и кустарники) из исконных видов можно использовать при лесо-

насаждениях обнажений. Необходимо однако отметить, что последние две ассоциации произрастают в совсем специальных условиях, поэтому значение их, с этой точки зрения меньше, чем значение лесов дуба пушистого, которые в условиях обнажающихся гребней распространяются и сюда на северные склоны. Однако, как защитные лесопосадки они играют весьма важную роль.

## III.

## История эволюции пустырей и лесов.

На основании существующих ныне условий, невозможно полностью обсудить современное положение. Для этого необходимо знать ход исторического развития и изменения условия среды. На основании аналитического исследования пыльцы (Зольоми 1931, 1936, 1937 и 1950, Кинцлер 1936), затем определения древесного угля из очагов первобытного человека (Холлендоннер 1926—1937, Тужон 1929, Шаркань 1939, Грегуш 1940) и ценогенетическим анализом упомянутых фитоценозов, мы уже обоснованно можем сегодня начертить ход исторического развития вегетации. Базой для последнего может послужить также и исследование географического распространения более характерных видов фитоценозов (ареальные анализы).

В период последнего глациала плейстоцена, в Вюрме III, 20—24,000 лет тому назад, в Венгерском Средогорье редкие заросли *Pinus cembra*, *Larix* и *Pinus montana* чередовались, или соприкасались с обширными холодными степями на лёссе. Задунайское Средогорье, с высотой больше чем 400 м над уровнем моря, на многих местах покрывалось толстым покровом лёсса, образовавшимся в последнем ледниковом периоде. О фитоценологическом составе пустырей холодной степи мы почти ничего не знаем. Можно предполагать, что менее требовательные к теплу микротермы, или обладающие более широкой тепловой амплитудой континентально-евразийские степные виды, на нашу родину попали уже в плейстоцене, главным образом, во время вюрмского оледенения, и только переселение более теплолюбивых, континентально-понтических и понтическо-медитерранских элементов, совершилось в постглациальный сухо-теплый (ксеротермический) климатический степной период.

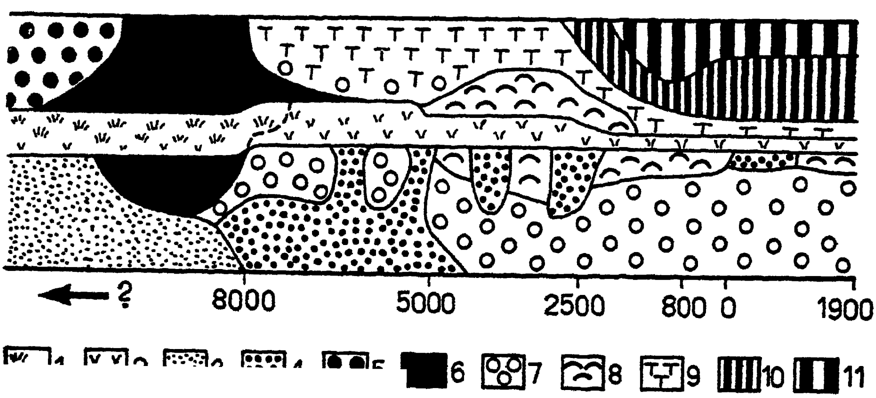
В самом конце ледникового периода (поздний глациал), когда климат становился менее резким и несколько более влажным, более-менее густые леса *Pinus silvestris* и *Betula* покрыли уже пустыри лёссовой степи. Это состояние можно сравнить с общеизвестными современными таежными лесами в Советском Союзе.

Господствующим видом злакового фона скал в этом и предыдущем времени была вытесненная с Альп *Sesleria*, но рядом с нею и виды с более широкой климатической амплитудой, которые уже издавна и во время периода оледенения устояли, как например *Festuca glauca*, *Carex humilis* (оба являются постоянными элементами субальпийских ассоциаций *Seslerietum*, трансильванского и юговосточно-альпийского известняков). В отдельных ущельях доломитного края, с разнообразным микроклиматом, *Linum dolomiticum*, *Daphne cneorum* и *Seseli leucospermum* пережили это время, как третичные, или интергляцнальные реликты. Впрочем вид *Daphne* является характерным видом реликтовых *Pinetum*, к чему, однако, не нужно присоединять сохранение и вида *Pinus silvestris*, либо, как это показывают сегодняшние примеры, вид *Daphne* может произрастать и в субальпийских фитоценозах *Pinus montana* и *Sesleria*. В позднеледниковом, *Pinus-Betula* периоде, вид *Daphne* мог присоединиться к возвратившемуся *Pinetum silvestris*, составляющему комплекс с ассоциацией *Seslerietum* на склонах со скалистой почвой. Это доказывают и деальпийские элементы современного *Brometum*' а, как: *Polygala amara*, *Phyteuma orbiculare*, *Primula auricula*, *Carduus glaucus* и т. д. и виды мхов.

С наступлением теплого периода, после ледникового века, приблизительно лет 8.000 до нашего летоисчисления, в Венгерском Средогорьи *Pinetum silvestris* внезапно совсем исчезает, или же вытесняется. Однако, на югозападе он сохранился дольше, чем на северо-востоке (доломитное явление). Под действием изменившегося, крайне теплого, континентального климата. пустыри, главным же образом приуроченные к склонам степи, очень расширились (последний климатический степной период на Венгерской Низменности, мои последние, еще не опубликованные исследования пыльцы около озера Балатона, также доказывают зто). На оступившихся лесных территориях, внизу преобладали травянистые дубравы, выше, на более увлажненных горах — *Tilio-Fraxinetum*. Значит, место ледникового соснового леса занял переселившийся сюда, после ледникового периода, лиственный лес. На втором этапе теплого века, 5000—2500 гг до нашего летоисчисления, климат с континентального меняется в субмедитерранский и с юга продвигаются фитоценозы субмедитерранско-карстового дерна и кустарникового леса (*Quercus pubescens*). Травянистый покров скал и степные луга пустырей обогащаются медитерранскими элементами (образование ассоциации *Brometum* и т. д.) и начиная с тех пор, до настоящего времени, составляют комплекс с ассоциацией *Querceto-Cotinetum*.

Около 2500 лет до нашей эры наступает охлаждение и дальнейшее увеличение осадков, т. е. континентальность уменьшается. Соответственно этому быстро разрастают значения *Querceto-Carpinetum*, затем *Fagetum*, а с усилением процесса оподзоливания и кислопочвенных дубрав. *Tilio-Fraxinetum* отступает на склоны с каменистыми осыпями, *Querceto-Cotinetum* же на наиболее экспонированные южные склоны и хребты, значительно тесня злаковую растительность скал и степных сообществ. В то время продвигается бук в пояс скальных лесов *Carex alba*. Впрочем, после продвижения бука, в бронзовом веке в дальнейшем следовало небольшое его отступление.

Выше описанную историю развития вегетации изображает приложенная диаграмма. В горизонтальном направлении диаграмма указывает абсолютное время, в вертикальном же направлении, высоту распространения фитоценоза в отдельные периоды (вегетационные




**19. Диаграмма исторического развития вегетации. Диаграмма в горизонтальном направлении дает секулярную сукцессию фитоценозов в абсолютном времени. 1. Скальные дерны *Sesleria* плейстоцена. 2. Ксеротермический и деальпинский дерн скал голоцена (*Seslerio-Festucion glaucae*). 3. Холодная лёссовая степь в конце вюрмского ледникового века. 4. Степь постгляциального теплого века, и степь склонов (*Festucion sulcatae*). 5. Тайга *Larix-Pinus cembra* в конце вюрмского ледникового периода. 6. Тайга *Pinus silvestris* и лесостепь на границе плейстоцена и голоцена. 7. Лесостепь *Quercus* постгляциального теплого периода, позже сомкнутые дубовые леса. 8. Субмедитерранский карстовый кустарниковый лес. (*Querceto-Cotinetum*). 9. Липово-ясеные насаждения (*Tilio-Fraxinetum*) в более высоких региях. 10. Кленово-дубовые леса (*Querceto-Carpinetum*) нового голоцена. 11. Буковые насаждения (*Fagetum*) нового голоцена. (Оригинал).**

поясы). В оси все сужающаяся полоса злаковой растительности скал, как индиферентная группа фитоценозов, менее зависимых от высоты над уровнем моря, отделяет фитоценозы более низких и более высоких регий.

В исторические времена климат уже не изменялся. Но зато большие перемены в растительном покрове производились человеком! Он в первую очередь вырубил леса на лёссовых территориях, превращая их в поля. На теплых склонах гор, с зарослями дуба пушистого, он садил виноград. Безплановое, хищническое хозяйствование на каменистых, мелкоземных горных склонах и вершинах, повело к потрясающим результатам. Вследствие чрезмерной рубки леса, а главным образом, вследствие выпаса, начался процесс эрозии и обнажения почвы. Территория пустырей поразительным образом увеличилась. Так например, когда-то в ¾ части покрытые лесом »Горы Чики«, сегодня в ¾ части обнажены. В горах Баконьи же, например, общеизвестный своей обнаженностью »Надьмезэ« в Ратоте, в окрестности г. Веспрем, в своей естественной форме был покрыт лесами. Торговая спекуляция разделила пригородные карстовые леса на участки под дома (бывший Тисса-Кертварош, Хамжабеги-лес на Тетеньском плато, воды нет!) Планомерной работой превратить опустошенные территории в леса является задачей народного хозяйства нашей страны. Практической оценкой фитоценологических результатов я хочу содействовать осуществлению этой трудной работы, требующей большой осмотрительности.

## IV.

## Практическая оценка.

На основании итогов фитоценологических исследований, кратко изложенных выше, можно сделать следующие выводы для лесомелиорации пустошей. В общем:

1. Бонитет местопроизрастания, степень возможности лесонасаждения пустошей, выбор пригодных автохтонных древесных видов, их соотношение и т. д. можно установить и (более, менее точно) решить на основании состава естественного растительного покрова, т. е. на основании появления различных фитоценозов и знания их экологии. Правильность этого метода доказывает десятилетняя практика и успех облесения песков, проводимое на фитоценологическом основании. Значительно облегчало бы практическую работу точное картографирование вегетации (наиболее рационально были бы воздушные съемки!).

2. Значение смены, естественной сукцессии фитоценозов, служит до определенной степени указателем. Искусственным вмешательством можно и нужно сократить ход сукцессии.

3. Естественное обнажение доломитов и тот факт, что лесонасаждения на них труднее, чем на известняках, требуют особого внимания при облесении пустырей. Лесонасаждение рекомендуется проводить постепенно в нескольких фазах, всегда начиная с долин, с впадин, обладающих более мощным слоем почвы, снизу вверх, в случае надобности, с предварительной посадкой кустарников. Микроклиматологические и фитоценотические исследования согласно указывают, что наиболее трудными в отношеии лесонасаждений пустырей, являются южные-югозападные склоны. Распространение доломита необходимо зарегистрировать и для лесоводства, так как сплошная рубка некоторых лесных ассоциаций влечет за собой обнажение (*Querceto-Cotinetum*, *Orno-Fageto-Caricetum albae*). На картах плана лесоустройства было бы необходимо наглядным образом обвести границы местонахождений доломита (можно применить для этой цели, изданный в масштабе 1 : 25000, рукописный картографический материал Государственного геологического института).

4. На склонных к обнажению территориях, современным уходом за существующими лесами, прекращением полной их вырубки и запрещением выпаса, необходимо предотвратить дальнейшее обнажение и опустошение (девастацию, деградацию).

Подробно:

5. Можно установить следующую очередь для фитоценозов пустошей гор Буды, на основании степени возможности облесения:

I. Стадии *Brachypodium pinnatum* - *Cytisus nigricans*, *Bromus erectus* - *Festuca sulcata (Mesobrometum)*, *Festuca sulcata* - *Avenastrum pubescens* или *Diplachne serotina*.

Все они представляют собой вторичный дерновый фон, образовавшийся после вырубки лесов. По различной степени влияния культуры, также возможны другие комбинации видов, или кустарниковое состояние. Более постоянные спутники: *Poa pratensis ssp. angustifolia*, местами и *Dactylis*, *Vicia tanuifolia*, *Galium verum*, *Plantago media* и т. д. Можно садить и *Quercus petraea*. Там где более массово появляется лесной *Dictamus albus* или *Lithospermum purpureo-coeruleum*, показывающие известковую, мелкослойную почву, можно примешивать и *Quercus pubescens*.

II—III. *Festuca sulcata ass*. В первую очередь нужно облесить вторично расширенные заросли. На лучших местах, где более часто встречается *Poa angustifolia* и *Salvia pratensis*, можно применять и *Qu. petraea*, иначе *Qu. pubescens*, а в качестве подгона наиболее подходя-

щим являются *Prunus mahaleb*. На известняковых плато лучше пока оставить места с зарослями *Sedum* и *Sempervivum*, покрывающие известняковые глыбы, а также и *Diplachne-facies*, Присутствие *Serratula radiata* и *Carex Halleriana* указывает на бывшие карстовые леса и обозначает присутствие глубокослойной почвы.

III. *Carex humilis ass*. В сравнении с предыдущей ассоциацией, эта стадия указывает на наличие более крайних условий. Для облесения рекомендуется *Qu. pubescens*, в качестве подгона *Fraxinus ornus*. *Prunus mahaleb*. Заросли *Iris arenaria* необходимо исключить из облесения (защита природы !).

III—IV. *Bromus erectus ass*., *Sesleria budensis ass*. Во вторично распространившихся зарослях часто отсутствуют характерные виды с *Dictamnus albus* и *Coronilla coronata* и свидетельствуют о бывшей ассоциации *Querceto-Cotinetum*. Рекомендуемые древесные породы : *Qu. pubescens*, *Fraxinus ornus*, *Pinus nigra*, в качестве подгона *Acer platanoides* (лучше позже в порядке пополнения), рябина *Sorbus aria s. l.* (в горах Буды *Sorbus semiincisa*, в остальных частях Средогорья соответственно эндемические мелкие виды, гибриды), *Tilia platyphyllos s. l.* (следовательно *T. pseudorubra*, *T. caucasica*), *Cornus mas*. *Seslerietum*-ы скальных стен и скальной фациес *Brometum*-а, в котором *Festuca glauca* встречается массово, понятно исключается из облесения. Лесонасаждение очень крутых северных гребней производится только после успешного облесения склонов.

V. *Festuca glauca ass*. и *Stipa pulcherrima subass*. Облесение может быть произведено только на менее экспонированных местах с лучшей почвой. После предварительной посадки кустарников *Fraxinus ornus*, *Cotinus coggygria* (главным образом от гор Вертеш до озера Балатона) и *Prunus mahaleb*, можно применять, главным образом, *Quercus pubescens*, а в меньшей мере и *Pinus nigra*, в качестве подгоночной породы пригодны вырастающие из кустарников предварительной посадки *Fraxinus* и *Prunus*. Места, где массово встречается *Fumana vulgaris*, *Paronychia cephalotes*, *Dianthus serotinus*, *Alyssum tortuosum*, а особенно *Seseli leucospermum*, не пригодны для рациональной посадки леса и из точки зрения лесоводства могут считаться бесплодными. На основании данных современной науки и практики, на этих местах, в лучшем случае, можно проводить только опыты. Обозрения истории развития фитоценозов указывает на то, что эти места, по крайней мере, от эпохи последнего интергляциала, являются безлесными. Необходимо упомянуть, что на основании данных исследований Паль Мадьяри (1934), фациес *Fumana*, ассоциации *Festuca vaginata*, также не является при-

годным для облесения подвижных песков в области между Дунаем и Тиссой.

Вышеупомянутые I—V степени могут послужить одним из оснований для определения темпа облесения обнажений.

Необходимо указать еще и на то, что в противоположность малым куртинам, где встречается первобытная ассоциация *Festuca glauca*, здесь имеются огромные деградированные и подверженные выпасу пустыри (как напр. ратотское »Надьмезэ« вблизи города Веспрема). Ксеротермический дерн этих территорий, гетерогенных по своему составу, непрестанно изменявшихся, как в прошлом, так и в настоящем, в зависимости от степени воздействия человека, требует еще дальнейшего изучения. Не подверглись еще изучению также и фитоценозы обнажений, образовавшихся после смыва, благодаря вырубки леса, на мягких, глинистых и песчаных породах северных областей Венгерского Средогорья (большей частью дерн *Andropogon ischaemum*). В последних областях (районы Зальва, Тарна, Хангонь) эрозия почвы приняла столь угрожающие размеры, что по моему мнению, вопрос облесения этих обнажений должен быть поставлен в центр внимания государственных лесомелиораций.

6. Деревья и кустарники, рекомендуемые для облесения обнаженных мест следующие:

а) *Quercus pubescens*. Считаю необходимым дать краткое объяснение, почему именно этот вид рекомендуется мною, в первую очередь, для облесения этих обнажений. По данным фитоценологического анализа, на упомянутых обнажениях он образует обширные заросли. Он произрастает и в более суровых условиях, хотя и не достигает нормального развития, а остается малоростным. Среди лучших условий произрастания, он развивается нормально, также как и вид *Qu. petraea*. Этот вид имеет много экотипов и гибридов. По географическому распространению он представляет собой субмедитерранский элемент, в среднедунайском бассейне граница его распространения располагается севернее от государственных границ. При оценке факторов среды, мы указывали уже на то, что в задунайской части Венгерского Средогорья более сильно выражен климатический характер, близкий субмедитерранскому климату. *Quercus pubescens*, как древесная порода, хорошо приспособлен к этому климату и месту и весьма подходит для облесения обнажений. Лесное хозяйство на практике еще не уделяло достаточного внимания этому виду и только весьма редко употребляло его при посадках. Необходимо было бы экземпляры, имеющие богатый урожай желудей, зарегистрировать в племенную книгу, расширить

заготовку желудей и выращивание посадочного материала в питомниках. Необходимо производить опыты и наблюдения над различными сортами и экотипами.

б) *Pinus nigra*. Не является автохтонным, но климатически обусловлен у нас. Однако, против чрезмерного, исключительного ее применения высказались единогласно почти все геоботаники. Особенно в горах Буды, где уже и до сих пор применяли ее в слишком большом масштабе, большую опасность представляют собой пожары, причиняемые туристами. Насколько известно, практика не решила еще удовлетворительно вопрос возобновления насаждений черной сосны на среднегорских обнажениях. Сеянцы дуба пушистого (*Quercus pubescens*), встречающиеся часто под насаждениями черной сосны (*Pinus nigra*), указывают на возможность естественного возобновления насаждений. В случае неуспеха, все же еще остается возможность возобновления насаждения дуба пушистого путем самосева. В противном случае, согласно практическим данным, после вырубки черной сосны, необходимо производить новую посадку, связанную с большими затратами, причем необходимо считаться также и с возможностью эрозии почвы. Местами, однако, встречается и естественное возобновление (Хедер).

в) *Quercus cerris*. При облесении обнаженных мест, он применяется только в ограниченном количестве, только на глубокослойных почвах, где еще недавно стоял лес. Однако, ему не надо давать предпочтения, так как он более часто цветет, чем дуб и способен самостоятельно размножаться. На доломитных пустырах почти не встречается пушистый дуб, хотя весьма часто попадаются поросли *Qu. Cerris*. Здесь его необходимо заменить дубом пушистым.

г) *Quercus petraea*. Подобно предыдущему не имеет большого значения для облесения обнажений. Но он может иметь большое значение позднее, когда постепенным возобновлением посадок дуба пушистого, перейдем к смешанным насаждениям. Собственно говоря, этим можно ускорить естественную сукцессию и карстово-кустарниковый лес дуба пушистого *(Querceto-Cotinetum)* преобразуем в смешанный дубовый высокоствольный лес *(Querceto-Lithospermetum*, см. стр 35-36).

д) В качестве подгона, а также и для предварительной посадки можно применять : *Fraxinus ornus*, *Prunus mahaleb* и различные *Sorbus*. Только позже могут быть внесены : *Tilia platyphyllos*, *T. pseudorubra*, *T. caucasica* (лучше на северных склонах), *Acer platanoides* (подобно первым) и *A. campestre* (и на южных склонах, но лучше в качестве защитного кустарника).

е) Иногда при облесении обнажений, уже в самом начале, необходимо производить посадки защитного кустарника. Самыми подходящими для этой цели являются: *Cornus mas, Cotinus coggygria* (Вертеш, Баконь), *Viburnum lantana, Evonymus verrucosa.* Фитоценологический анализ ассоциаций *Querceto-Cotinetum* и *Querceto-Lithospermetum* показывает, что кустарники играют весьма важную затеняющую и почвозащитную роль, а что особенно важно, обогащают почву гумусом. Древесные породы, произрастающие вне границ нашей родины, здесь не упоминаются. Было бы желательно произвести опыты с видом *Ostrya carpinifolia*, который распространяется до линии Дравы, а также и с балканским видом *Carpinus orientalis.*

* * *

В данном докладе только совершенно кратко и схематически резюмированы итоги фитоценологических исследований. Практическая оценка также является только первым шагом на этом пути. Подобно разработке насаждений ассоциации *Querceto-Cotinetum*, на обнажениях необходимо было бы разработать условия для насаждения этой ассоциации и на других территориях. Со стороны лесоводства следует поставить ряд опытов. Было бы желательно дальше расширить в практическом направлении ботанические наблюдения и съемки.

Я убежден, что тесное сотрудничество специалистов-теоретиков и практиков, а именно ботаников и лесоводов, может в значительной мере ускорить успешное осуществление пятилетнего народно-хозяйственного плана нашей родины и в секторе лесомелиорации обнажений и пустырей.

## LES PHYTOCÉNOSES DES MONTAGNES DE BUDA ET LE REBOISEMENT DES ENDROITS DÉNUDÉS

B. ZÓLYOMI
Musée d'Histoire Naturelle de Hongrie.
Section Botanique.

(Résumé)

Le manuscrit de ma monographie sur la végétation naturelle des montagnes de Buda, qui s'élèvent sur les limites occidentales de la capitale hongroise, vient d'être terminé. J'en relève une des parties touchant la condition pratique, pour éclaircir les bases phytocoenologiques du reboisement des régions dénudées de notre pays.

Les montagnes, respectivement collines en question s'élèvent à une hauteur de 300 à 500 m en moyenne (le plus haut point d'altitude est de 558 m). Elles se composent pour la plupart des dolomites principales et de calcaires de Dachstein, tous les deux de la période superieure du trias. Les bassins et en partie les croupes des montagnes sont couvertes de loess pleistocène, par conséquent nous pouvons nommer ce pays comme »verlösstes Karstgebirge«. Il est particulièrement frappant de voir, combien les pentes dolomitiques et les arêtes sont stériles, dépourvues de forêts (Phénomenes dolomitiques cf. Zólyomi: Botanikai Közlemények, 1942.). Dans son climat il se fait sentir, à côté du caractère continental dominant, l'influence du climat de la région méditerranéenne (région aequinoctiale-subméditerranéenne, deux maxima de pluie en automne et au

printemps, type Cfbx" d'après Köppen ). La quantité moyenne annuelle des précipitations est d'environ 600 m/m. la température moyenne annuelle est au dessus de 10° C dans les régions basses et elle est de 6—8° C dans les régions élevées. La montagne étant constituée des carbonates, le sol azonal rendzina y est fréquent et en général le sol est légèrement podsolique.

Ici, je ne veux traiter que des associations formant les gazons des endroits chauves, ainsi que des phytocoenoses d'arbustives et forestières voisines. Le schéma de succession biotique de la page 13. en donne une revue (série dolomitique).

Pour chacune des associations traitées plus en détail, j'indique la combinaison caractéristique des espèces, groupées de la manière suivante : *a)* espèce ou espèces dominantes de la strate supérieur, *b)* espèces caractéristiques de l'association (*F* = fidelitas grade 5, mais surtout en sens local), *c)* espèces caractéristiques de la fédération (*F* 4 et autres espèces de valeur semblable). *d)* espèces constantes — subconstantes (*K* = constantia grade V et IV.). A coté des noms des espèces caractéristiques, les valeurs de constance étant également indiquées plus haut (*K* I—V, d'après la gradation usuelle) les espèces caractéristiques constantes — subconstantes ne figurent plus ici, *e)* l'ensemble des espèces de masse caractéristiques et plus constantes de la strate muscinale et enfin *f)* espèces indicateurs des types forêstiers ou facies, relevées aussi séparément.

*A)* Les associations des pelouses des endroits chauves resp. dénudés. *a)* Pelouses de roches dolomies et calcaires (*Seslerio-Festucion glaucae*).

1. *Festucetum glaucae hungaricum.* La combinasion d'espèces caractéristique concernant tout le territoire (de présence) de cette association c. a. d. la partie à l'ouest du Danube des Montagnes Moyennes Hongroises (Magyar Középhegység) est traitée aux pages 14—16. Dans sa constitution d'éléments floristiques. les éléments continentaux et pontiques constituent ensemble 17%, tandis que les éléments ponti co-méditerranéens, méditerranéens et atlanto-méditerranéens sont réprésentés parmi toutes les associations. dans la plus haute proportion soit par 27%. La proportion des endémiques est de 9%. On ne les rencontre que sur les régions dolomitiques, sur les pentes les plus abruptes d'exposition S-SW. La valeur moyenne du pH est de 7·7 dans un sol de rendzina squelettique. — On peut nommer ici *la subassociation* 1/a *à Stipa pulcherrima* qui apparaît surtout dans les terrains dolomitiques pulvérulents formés lors de la métamorphose hydrothermale des roches. Ces deux associations réprésentent une pelouse ouverte, qui ne se ferme que légèrement.

2. *Festuco — Brometum erecti archimatricum.* Comme l'association précédente. celle-ci se rencontre uniquement sur les dolomies et sur le même territoire, mais contrairement sur les crêtes froides et escarpées des montagnes. d'exposition N — NNW. Elle forme une pelouse close. La combinasion d'espèces caractéristique pour tout le territoire de sa présence est traitée aux pages 25—26. Sa division floristique est pareille à celle de l'association précédente. Il y a, cependant. une différence essentielle qui consiste en ce que parmi les éléments floristiques d'Europe Centrale, la race de caractère montano-déalpin prédominent et que la proportion des éléments floristiques méditerranéens est relativement réduite (24%). La valeur moyenne du pH du sol rendzina est de 7·6. Dans les régions transdanubiennes des Montagnes Moyennes Hongroises elle remplace les pelouses déalpines de *Sesleria.*

3. *Seslerietum budensis.* On ne le rencontre que sur la bordure nord-est des montagnes de Buda et à 1 ou 2 endroits situés plus vers le nord. Sa composition est semblable et son écologie identique à celles de l'association précédente.

*b)* Pelouses steppiques (*Festucion sulcatae-valesiacae*).

4. *Chrysopogono — Caricetum humilis balatonicum.* Sa combinaison d'espèces caractéristique pour les montagnes de Buda est traitée aux pages 25—26. Dans sa composition floristique les éléments continentaux et pontiques figurent ensemble avec 30%, les éléments méditerrano-pontiques et atlanto-méditerranéens avec 26%. Avec les steppes de *Festuca* traitées ci-bas. cette association est de caractère pontique par excellence. C'est l'association des pentes moins abruptes, ayant un sol plus profond, mais encore toujours détritique et le plus souvent d'exposition S. Un sol neutre ou rendzina égèrement basique, le plus souvent sur un rocher dolomitique.

5. *Festucetum sulcatae pannonicum.* L'association de pelouses steppiques la plus fréquente des Montagnes Moyennes Hongroises. Sa combinaison d'espèces caractéristique pour les montagnes de Buda est traitée à la page 27. Le pourcentage des éléments

floristique est au fond le même que dans l'association à *Carex humilis*. On la retrouve sur les pentes plus douces, le plus souvent d'exposition S et sur les plateaux karstiques. Son lieu de préférence est la roche calcaire de Dachstein, le plus souvent sur un sol du type rendzina à réaction neutre.

*B)* Taillis et forêts voisines des endroits chauves (dénudés).

*c)* Chênaies sêches *(Quercion pubescentis-sessiliflorae*, incl. *Orneto—Ostryon)*.

6. *Querceto — Cotinetum balatonicum*. Forêt-brousse de Karst. Cette association est surtout fréquente dans les régions transdanubiennes des Montagnes Moyennes Hongroises, ainsi que dans les montagnes de Mecsek. Il y en a de larges étendues dans les montagnes de Buda dont la combinaison d'espèces caractéristique est traitée aux pages 31—33. Lors du reboisement naturel des endroits chauves c'est la première phytocénose forestière, mais ce n'est qu'une forêt d'arbrisseaux de 2 à 8 m de hauteur. Quant à la division des élément floristiques, elle diffère sensiblement de toutes les autres associations forestiéres. Les éléments floristiques continentaux et pontiques figurent ensemble avec 19%, les éléments méditerrano-pontiques, méditerranéens et atlanto-méditerranéens avec 21% et lui donnent un caractère particulier. C'est la phytocénnose des pentes escarpées d'exposition S, SW et SE et même des crêtes dolomitique d'exposition N, et des plateaux de Karst. Dans les gorges de sol plus profond et sur les plateaux de Karst elle est dans l'immédiate proximité des pelouses de roches et des pelouses steppiques ou alterne avec celles-ci (complex mosaïque). Á la strate $A_1$ son sol rendzina est neutre, avec des valeurs moyennes du pH aux environs de 7·0 tandis que, plus bas, il devient basique.

7. *Querceto-Lithospermetum pannonicum*. Une association fréquente du bassin central du Danube. La combinaison d'espèces caractéristique pour les montagnes de Buda est traitée aux pages 35—36. La strate arborescent est fermée et atteint déjà une hauteur de 12 à 14 m. avec une strate arbustive développée. Par rapport à l'association *Querceto-Cotinetum* les éléments floristiques continentaux et pontiques (10%), méditerrano-pontiques et méditerranéens (16%) diminuent. Elle se développe dans des habitats beacoup moins extrêmes et aussi son sol est une couche de rendzina plus profonde. Dans l'horizon $A_1$ la moyenne du pH est de 6·7, tandis que, plus bas, elle est de 7·0.

8. *Fageto-Ornetum* seu *Orno-Fageto-Caricetum albae*. Une association particulière de la région transdanubienne (la partie à l'ouest du Danube), des Montagnes Moyennes Hongroises qui montre une certaine parenté avec la forêt mixte illyrienne. Cette association se place entre le *Querceto-Cotinetum* et le *Fagetum* et s'est formée lors de la forestation de la pelouse rocheuse de la pente septentrionale appelée *Brometum*. Sa combinaison d'espèces caractéristique pour tous les territoires de sa présence est traitée aux pages 37—42. Le nombre des espèces du *Quercion pubescentis* (s. l.) et du *Fagion* est réduit. Par contre, les *Quercetalia pubescentis-sessiliflorae* se présentent en grand nombre et avec des valeurs K élevées (cf. page 41.), tandis que les espèces des *Fagetalia* figurent à peine. Le rapetissement (6 à 12 m) et l'éclaircissement du *Fagus* sont caractéristiques. La constitution des éléments floristiques est semblable à l'association précédente, la présence des éléments alpins, alpino-balkaniques et montano-déalpins d'Europe Centrale (5%) est cependant particulièrement caractéristique. C'est une association de caractère relictum, qu'on ne rencontre que sur les dolomies, sur des éboulis d'une déclinaison de 30 à 40° d'exposition froide N et NW. Le moyenne de pH de son sol rendzina squelettique est de 7·3.

*d*. Forêts mixtes et hêtraies *(Fagion* incl. *Fraxino-Carpinion)*.

9. *Tilio-Fraxinetum matricum*. Cette association s'est développée d'une manière caractéristique surtout dans les régions du nord-est des Montagnes Moyennes Hongroises (Zólyomi, 1936). La combinaison d'espèces caractéristique pour les montagnes de Buda est traitée aux pages 45—46. Elle forme des forêts de rochers fermées d'une hauteur de 8 à 12 m. Dans la composition d'éléments floristiques, le nombre des espèces continentales et pontiques est insignifiant, par contre, la proportion des éléments méditerrano-pontiques, méditerranéens et atlanto-méditerranéens (12%) est ici la plus forte parmi toutes les associations du *Fagion*. Les éléments eurasiens considérés dans un sens plus large, y dominent avec 70% dont l'élément floristique d'Europe Centrale est de 22%. Cette association s'est surtout développée sur les pentes froides d'éboulis calcaires, d'exposition N et NE. Le pH du sol type rendzina entassé entre les blocs est de 6·7—7.8.

Une courte exposition du caractère des autres associations forestières sur le territoire des montagnes de Buda se trouve aux pages 47—48. Le diagramme de la page 56. donne une image des différentes phases du développement de la végétation depuis la fin de la période glaciaire.

Les séries de diagrammes du pH et de l'exposition (angle de déclinaison de la pente et exposition combinés), se trouvant aux pages 50—51 donnent un nouveau procédé déscriptif pour les exigences de climat et de sol des différentes associations. Il ressort de ces diagrammes clairement 1° : que dans les montagnes de Buda, le climax végétal est formé par le *Querceto-Potentilletum albae* et le *Querceto-Carpinetum* ; 2° : que sur les pentes méridionales. les associations forestières exigeant un sol et un microclimat pareil aux endroits chauves, sont le *Querceto-Cotineum* et le *Querceto-Lithospermetum*, tandis que, sur les pentes septentrionales, c'est surtout le *Fageto-Ornetum*. Parmi les espèces indigènes. il faut donc choisir les arbres de ces associations pour le reboisement des endroits dénudés.

Parmi les enseignements qu'on peut tirer à l'adresse du reboisement des endroits dénudés. il faut encore relever les suivants :

1. La tendance naturelle de la dolomie à se déforester et le fait qu'elle se reboise beaucoup plus difficilement que le rocher calcaire. demandent une attention particulière lors du reboisement des endroits dénudés et même lors de la culture forestière (pour prévenir le dépérissement).

2. Dans les montagnes de Buda et en général, dans les régions transdanubiennes des Montagnes Moyennes Hongroises, d'après les gradations des possibilités de la forestation, les phytocénoses des endroits dénudés peuvent être groupées de la manière suivante: I. Pelouses secondaires se formant sur l'emplacement des forêts disparues (*Brachypodium pinnatum-Cytisus nigricans*, *Bromus erectus-Festuca sulcata*. *Festuca sulcata-Avenastrum pubescens* et *Poa pratensis* * *angustifolia* stadium) stades secondaires de *Prunus-Crataegus*. II—III. Association à *Festuca sulcata*, III. Association à *Carex humilis*. III—IV. Association à *Bromus erectus* et *Sesleria budensis*, dont le facie rocheux ne peut cependant être appliqué à la forestation, et enfin V. Association à *Festuca glauca* et sous-association *Stipa pulcherrima*, dans lesquelles les meilleurs endroits seuls conviennent à la forestation, autrement ce sont des territoires stériles qui ne sont pas convenables à la plantation de forêts ou à une exploitation forestière rationnelle.

3. Les arbres recommandables pour le reboisement des endroits dénudés sont : en premier lieu *Quercus pubescens* (*Pinus nigra* est à restreindre), comme arbre de remplissage *Fraxinus ornus*, *Prunus mahaleb* et les espèces de *Sorbus*, sur les pentes septentrionales surtout *Tilia platyphyllos*, *T. pseudorubra*, *T. caucasica* et *Acer platanoides*. et enfin *Acer campestre*. Comme arbrisseau de protection : *Cornus mas*, *Cotinus coggygria*, *Evonymus verrucosa* et *Viburnum lantana*.

# DIE MORPHOGENESE DER EINZELLER MIT RÜCKSICHT AUF DIE MORPHOGENETISCHEN PRINZIPIEN VON SEWERTZOFF

*Josef Gelei*

Medizinisch-Biologisches Institut der Universität Szeged.

(Eingegangen am 23. I. 1950.)

## *Einleitung.*

*Sewertzoff* hat in seinem Buche »Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution« (1931) hauptsächlich die Vielzeller, im besonderen die Wirbeltiere berücksichtigt und die Protozoen nur ganz nebenbei (S. 148, 190) erwähnt. Und auch hier hat er von den vielen Prinzipien der Evolution die Einzeller nur bei dem Grundprinzip der Intensifikation der Organe und Tätigkeiten in Erwägung gezogen.

Ich versuche in dieser Studie die Gültigkeit seiner sämtlichen Prinzipien — es gibt derer 13 — in Erwägung zu ziehen und dabei auch neue aufzustellen. Ich betrachte dabei die Lebewesen der Einfachheit halber dynamisch und mache so keinen Unterschied zwischen Organellen der Einzeller und Organen der Vielzeller, sondern für mich ist jeder gesonderte Teil eines Organismus mit Eigenfunktion ein Organ, und wenn es im ganzen Organismus verteilt ist, ein Organsystem.

Ich möchte hier keine Diskussion darüber führen, inwiefern es richtig oder unrichtig ist, Zellteile mit Zellkomplexen (Organellen mit Organen) zu vergleichen, sondern bitte, erst nach dem Durchlesen der Studie ein Urteil darüber fällen zu wollen, ob mein Vorgehen zulässig ist oder nicht.

Einleitend möchte ich aber kurz soviel bemerken und ausführen, dass bei den Einzellern beinahe für jede Grundfunktion der tierischen Lebewesen separate Organe zu Dienste stehen.

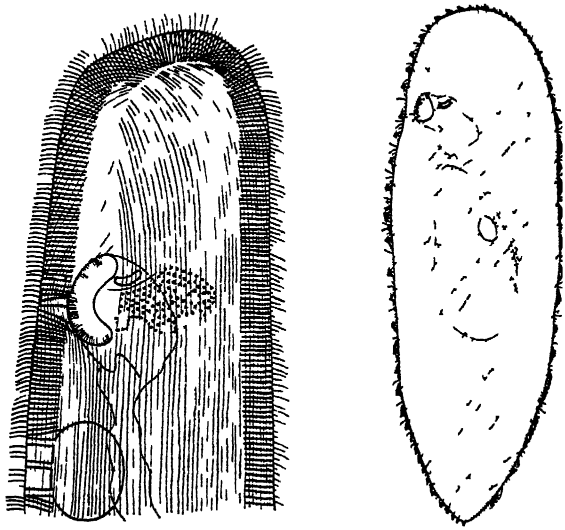
Die Verdauung verläuft, entsprechend dem Enteralsystem der Cellulaten, in abgesonderten Verdauungsblasen, die sich vom Einverleibungsrohr (Cytopharynx) abreissen und sich schliesslich an den Afterfleck (oder selten Rohr) anheften. Resorption erfolgt durch die Wand der Verdauungsblasen und der Körperpellicula, Assimilation ohne besondere Organe bei beiden Gruppen der Lebewesen, Sekretion in Drüsenorganen bei den Vielzellern, in besonderen Protoplasmaabschnitten, Flecken oder Schollen bei den Elementarorganismen. So wird z. B. Schleim bei Urocentrum in der Mundbucht, Verdauungssaft überall im oesopha-

gealen Abschnitt abgesondert und die Trichocysten entstehen — jede für sich — in einer spezifischen Protoplazmascholle des Entoplasmas Abb. (24a). Die Exkretion erfolgt in einem rhizopodenartig geformten Protoplasmaterritorium, im sog. Exkretionsplasma (Abb. 2., 7.) Kontraktion im Ektoplasma, bei wenigen Tieren durch Myoneme (Abb. 9e, 10, 24b), bei sämtlichen Ciliaten und Flagellaten durch Undulipodien. Reception durch Sinneshaare (Abb. 4.), die für Tangoreception (Tasten, Proprioreception, Druck- und Strömungssinn), Kemoreception und Photoreception differenziert sind. Erregungsleitung durch differenzierte Fäden, die Neuroneme, die ein peripheres, diffuses System (Abb. 10e, 20.) bei Ciliaten bilden. Der Körper trennt sich entsprechend der ekto- und entosomatischen Schicht der Cellulaten in eine ekto- und eine entoplasmatische Schicht (Abb. 24a). Ektoplasmatisch wird die Autoisolation (durch eine Pellicula, selten cutikuläre Schicht), die Verteidigung (durch die dichte Pellicula, Abwehrstoffe und Trichocysten), die Bewegung, die Reception und Erregungsleitung, jede für sich durch eigene Organe, und der Gasstoffwechsel durch das ganze Ektoplasma ausgeübt; entoplasmatisch richtet sich die Verdauung, Resorption, die Ab- und Ausscheidung sowie die geschlechtliche Vermehrung durch Kerne. Im Protoplasma finden wir keine Differenzierung in einen somatischen und einen germinalen Teil, wogegen dies für die Kerne gelöst ist, indem bei den Ciliaten ein binuclealer Zustand, eine Differenzierung in Mikro- und Makronucleus: in Germinalkern und Somakern eintritt (Abb. 18.).

Es fehlen bei den Elementarorganismen im Interesse des Stoffwechsels besondere Zirkulationssysteme und Atmungsorgane, diese werden aber bei den körperlich kleinen, oder entwicklungsgeschichtlich niedrigstehenden Cellulaten ebenso vermisst. Der Körper ist bei Einzellern gewöhnlich nicht in hintereinander stehende Abschnitte (Kopf, Körper, Hinterleib) gesondert und es ragen keine Gliedmassen aus dem Körper hervor (nur ausnahmsweise Schwanz und Rüssel), doch fehlen diese auch bei den niedrigen Cellulaten, die meisten Würmer mit einberechnet, ebenfalls. Eine Reihenfolge der Organe ist insofern festzustellen, als vorne Tasthaare und Mund, im Mittelkörper Kern und Verdauungsblasen und am hinteren Ende Porus excretorius und Afterfleck gelagert sind. Einen vor dem Mund gelagerten Rüssel finden wir bei *Dileptus anser* (Abb. 6d.) und einen beweglichen Schwanz bei vielen Hypotrichen. Auch werden bei den Hypotrichen Ciliaten aus Cilien so verwickelte Schreitbeine (Ventralcirren) (Abb. 8a.) gebildet, die in keiner Hinsicht den Schreitflossen der Gobiiden nachstehen. Auch entstehen bei den Ciliaten aus flügelartigen Membranellen so verwickelte Wirbelorgane (Abb. 8a, 10b, c) in welchen

Flugel, Sinneshaare, erregungsleitendes System, Stutzapparat, Myonemensystem und Ernährungsdienst wunderbar zusammenwirken, dass dergleichen zum Zwecke der Wasserbewegung bei den Cellulaten kaum gefunden werden kann.

Als Hochstleistung der Elementarorganismen können die Linsenaugen unter den Ciliaten angefuhrt werden. Linsenaugen sind auch bei marinen Flagellaten bekannt. Diesen gesellt sich hier aber eine niedrige Gesamtorganisation hinzu. Linsengebilde sind unter den Ciliaten bei Ophryoglenidae langst bekannt, doch wagte man diese mangels an Experi-



b

*Abb. 1. a)* Ophryoglena monophthalma. Vorderteil nach einem Sublimat-Silberpraparat. Nierenformig der Querschnitt des Mundtrichters, daneben Linse mit Pigmentkornern. Links unten Exkretionsblase ohne Kanale, 80 $\mu$ breit. *b)* Ophryoglena flava nach der Formolosmium-Toluidinblaumethode von J. *Gelei*. Hinter der Mundoffnung die Linse.

menten nicht als Sehorgane aufzufassen. Nun habe ich unlangst eine Riesenform, *Ophryoglena monophthalma*, von 500—700 $\mu$ Làngenmass entdeckt,[1] an der eine positive Phototaxis leicht nachgewiesen werden konnte und zwar eine ganz gleiche, wie sie bei dem mit ihr zusammenlebenden Strudelwurm: *Stenostomum leucops* bekannt ist. Die Stenostomidae sind in ganz ähnlicher Weise mit einem der Lichtreception dienenden Linsenorgan versehen wie Ophryoglena. Abb. 1. zeigt, dass die Linse in der linken Wand der Mundbucht eingebettet liegt und dass hinter der Linse ein Ocellenpigment gelagert ist, welches Lichttstrahlen von hinten her isoliert.

Es ist nun sehr interessant, einen Vergleich zwischen den beiden Lebewesen Ophryoglena und Stenostomum zu ziehen. Ihre Form ist überraschend ähnlich : Fadenwurm-Form. Die Bewegungselemente sind vollkommen gleich, da beide Tiere sich mittels Cilien fortbewegen. Stenostomum ist zwar mit einer Schlauchmuskulatur ausgestattet, die bei Ophryoglena fehlt, doch kann unser Tier trotzdem schlängelnde Bewegungen ausführen, da ihr Ektoplasma kontraktil ist. Die Ciliaten sind gewöhnlich Bohrtiere mit einer cochliooiden Körperform, deren Spitzteil nach vorn gerichtet ist. (Abb. 23a, b, d) (Gelei 1936—1937, Parducz 1936). Diese hat unser Tier nicht, es ist wurm- oder fischförmig gestaltet ; es kann zwar bohren, gleitet aber gewöhnlich auf der Bauchseite wie ein Wurm und hinterlässt dabei eine schleimige Kriechspur wie ein Strudelwurm, z. B. das Stenostomum. Mit dem Munde saugt es grössere Cellulaten aus und zwar mit Hilfe kräftiger Membranellen und eines langen oesophagealen Saugrohres. In dieser Hinsicht ist ein Stenostomum zwar unbedingt überlegen, da es mit seiner Pharyngealmuskulatur dieses Saugen viel schneller durchfüren kann. Ferner ist das Turbellar auch darin überlegen, dass es ein stark zentralisiertes Nervensystem besitzt, welches höhere, kompliziertere Sinnesfunktionen und ein schnelleres und sichereres Zusammenspiel von Muskulatur und anderen Organen ermöglicht. Mit Rücksicht auf die Lichtreception ist es aber nicht überlegen, da es über kein Augenpigment verfügt und daher sein Richtungssehen minderwertiger ist als bei Ophryoglena. Der Exkretion dienen bei den beiden Tieren distal geschlossene Kanäle, hier das Protonephridialsystem, dort der Nephridialapparat. Zur Verteidigung werden gleiche Werkzeuge, hier Rhabditen, dort Trichocysten ausgeschleudert.

Wenn also die Organisation durch Differentierung von Körperteilen in einem Protozoon so weit gegangen ist, so können wir ohne Bedenken zum Vergleich der Gestaltungsprinzipien übergehen.

### *Die Typen oder Prinzipien der physio-morphologischen Veränderungen der Organe.*

Zuletzt hat *Sewertzoff* 1931 (S. 181—232) diese Prinzipien für die Metazoen zusammengestellt. Ich folge hier seiner Zusammenstellung.

Das erste dieser Prinzipien bzw. Typen ist :

*1. Funktionsverstärkung, Intensifikation* (*Plate*, 1924, *Sewertzoff p.* 183—191.)

Auf dieses Grundprinzip hat zuerst *Plate* in seiner »Allgemeinen Zoologie« hingewiesen. Indem wir hervorheben, dass die Intensifikation seitens *Sewertzoff* als ein Grundprinzip bezeichnet wird, wollen wir zeigen,




*Abb. 2.* Nephridialapparat von Paramecium caudatum und bursaria. Nach der Sublimat-Kalibichromat—Silberacetatmethode von Gábor *Gelei.* Gefärbt die Pulsationsblase die Radialkanale und das hülsenartige Exkretionsplasma.

dass diese einfache Veränderungsmöglichkeit auch bei den Ciliaten eine weite und hervorragende Rolle spielt.

Als Beispiel für die Intensifikation führen wir Quantitätsveränderungen, Cuticularverdickungen, Vermehrung von Zahl und Länge der Cilien und Tastborsten, weiterhin die Vergrösserung des Mundes und der Exkretionsorgane an.

Als Beispiel für die passiv dienliche Funktionsverstärkung können wir die Cuticularverdickungen der benthalen Ciliaten und symbiotischen Entodiniomorpha anführen, die infolge Druckwirkung der Umgebung an ihrer Dorsalseite (Abb. 16e.) oder dem Hinterkörper (Abb. 16d) ihr Oberhäutchen stark verdickt haben.

Eine aktiv dienliche Intensifikation wird besonders unter den Bewegungsorganellen verwirklicht und zwar entweder durch Anwachsen der Zahl oder der Grösse der Cilien. Hier müssen wir erstens hervorheben, dass schnell schwimmende Tiere stets einen dichten Cilienbesatz entwickeln. So sind die schnellen Ophryoglenidae unter den Ciliaten am dichtesten mit Cilien besetzt (Abb. 1b). Zweitens weisen wir darauf hin, dass beim Schwimmen der Vorderkörper jene Seite einer Ciliate ist, die sowohl im Überwinden des Wasserwiderstandes, als auch im Ausüben der Bewegungen die grösste Arbeit leistet; dem entsprechend finden wir vorne immer einen dichteren Cilienbesatz als hinten. Das beste Beispiel hierfür sind die schnellen Loxocephalusarten (Abb. 3b), an denen die beiden vorderen Ciliengürtel aus Doppelcilien zusammengesetzt sind,

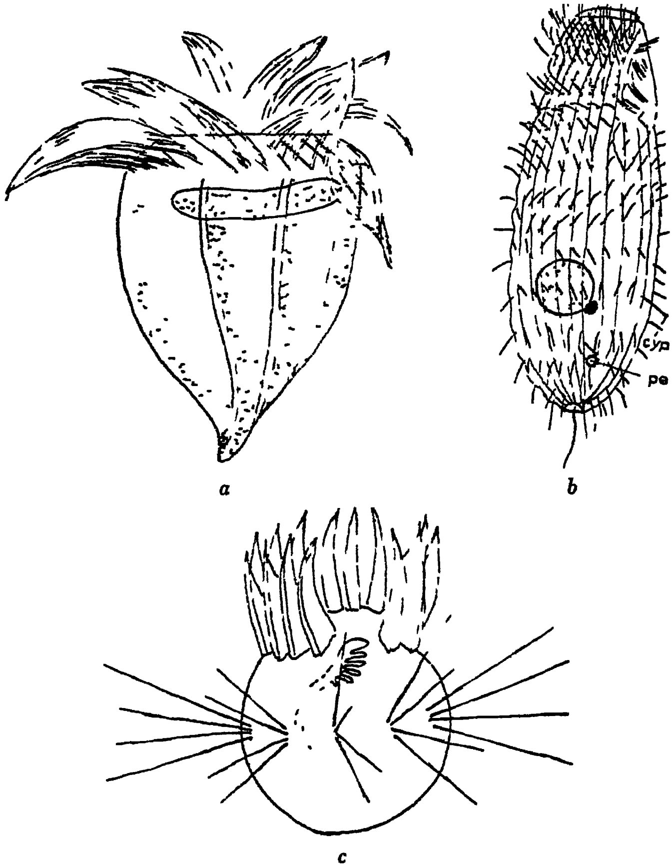



*Abb. 3.* Intensifikation der Cilien bzw. Syncilien am Vorderkörper. *a)* Strobilidium velox. *b)* Loxocephalus lucidus Smith, *c)* Halteria grandinella. Bei Halteria seitlich organisierte Gruppen von Springborsten.

sowie die grosse Gruppe der Oligotricha und Didiniidae (Abb. 25a), bei denen nur der Vorderkörper mit starken Membranellen bzw. Pektinellen besetzt ist. In der Umgebung der Mundöffnung beansprucht der Ernährungswirbel, ebenfalls eine intensive Leistung und demzufolge entstehen hier durch Vermehrung von Einzelcilien die sog. Syncilien, Cirren, Membranen und Membranellen und durch organisierte Zusammenstellung derselben die Wirbelorgane der Spiro- und Peritricha (Abb. 3a, c ; 8a).

Die Länge der Cilien wird an den Springborsten der Halteria-Arten (Abb. 3c) erhöht, aber auch an den erwähnten Cirren und Membranellen der Peri-, Hypo- und Oligotricha wächst die Länge der Einzelcilien beträchtlich an ; hierfür ist *Spiretta plancticola* Gelei, 1944 das beste Bei-

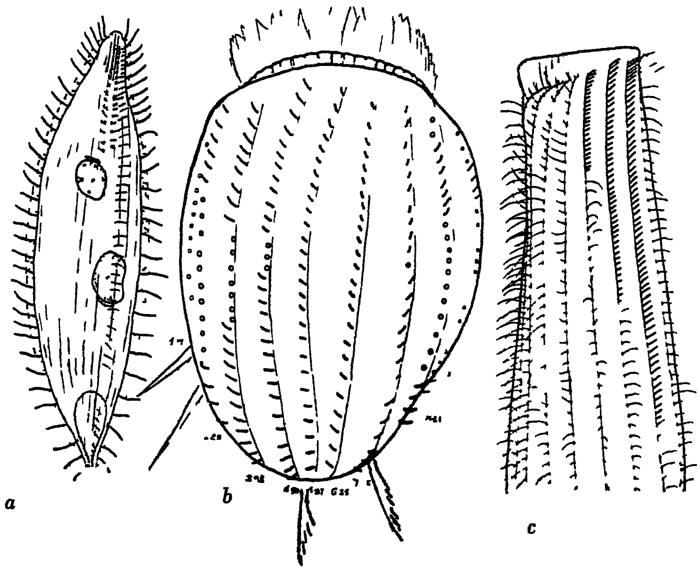



*Abb. 4.* Intensifikation der Tastharchen am Vorderkorper *a)* bei Trachelophyllum sigmoides, Kahl, *b)* bei Euplotes, *c)* bei Spathidium. *Gelei.* 1933.

spiel. Wir wollen hier hervorheben, dass die Syncilien als intensifizierte Cilienorgane nicht nur eine erhöhte Kraftleistung, sondern auch eine verwickeltere Arbeit (Schreiten, Fangen, Stemmen, Drücken) ausführen können und eben darin besteht die Umwandlung und Vervollkommnung dieser Elemente infolge der Intensifikation.

Das gleiche gilt auch bezüglich der Sinneshaare. Es gibt Gymnostomata mit einer einzigen Reihe von Sinneshaaren, normalerweise finden sich jedoch drei Reihen derselben, wie wir dies auch an den Spathidien (z. B. laut Abb. 4c) sehen; die Reihen wachsen nach rechts und die Stiftchen stehen nach vornehin dichter. Bei Trachelophyllum (Abb. 4a) läuft die dritte Reihe bis zum Körperende durch. An den vollkommensten Ciliaten, nämlich den Euplotes-Arten (Abb. 4b) treffen wir die ganze Dorsalseite in 8—12 Reihen mit Tastborsten vollbesetzt. Hier sind auch die verschiedensten Differentierungen unter den Tastborsten zu finden, denn es entstehen hier Rheo-, Premo- und Propriorezeptoren.

Eine Intensifikation des Mundes (Abb. 5.) erfahren wir bei den Pleurostomatiden, wo gegenüber dem kleinen rundlichen Munde einer Holophryida, sagen wir eines Prorodons (Abb. 5a), der Mund Schritt für Schritt zusammengepresst, am Ende spaltförmig wird und — wie aus den Abbildungen 5b (Spathidum, Lionotus), 5c und 5d (Dileptus, Abb. 6d)

ersichtlich — eine Länge erreicht. die beim Bryophyllum (5d) schliesslich die ganze Körperlänge. und durch seine terminale schwanzartige Windung sogar noch mehr (drei Viertel des Körperumrisses) einnimt. Hier wird einerseits die Mundöffnung intensifiziert und zwar so weitgehend, dass ein Bryophyllum Vielzeller: Rotatorien zu schlucken vermag und anderer-

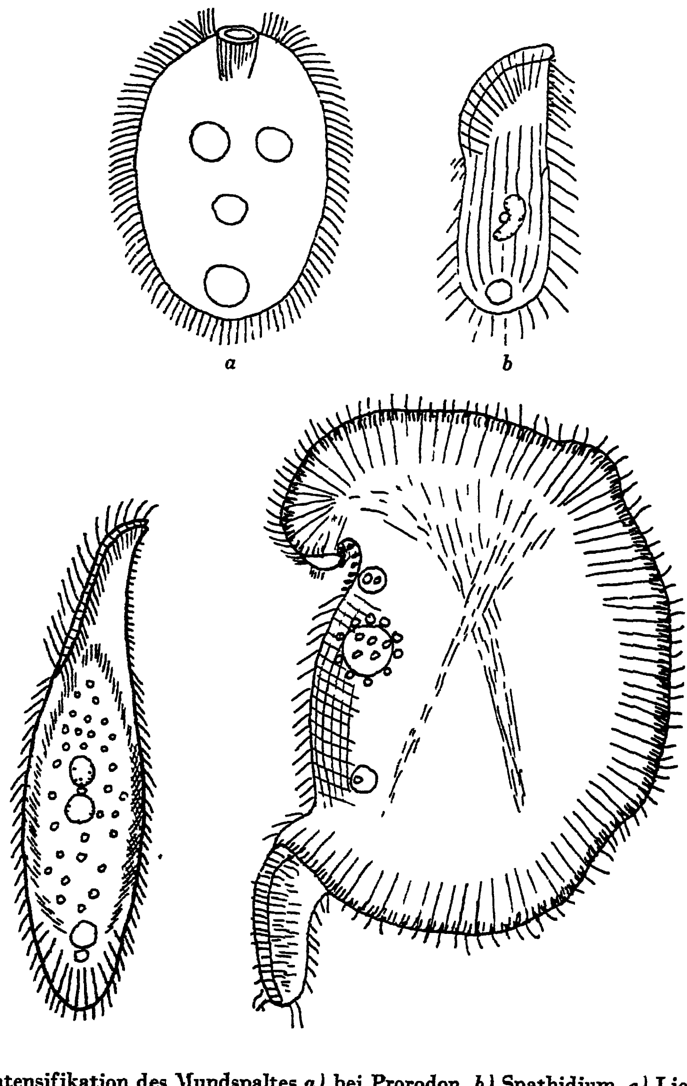


*Abb. 5.* Intensifikation des Mundspaltes *a)* bei Prorodon, *b)* Spathidium, *c)* Lionotus und *d)* bei Bryophyllum. Bei Bryophyllum liegt der Mundspalt selbst am Vorderende (seine Breite wird von dem doppelten Trichitensträngen des Cytoplasmas bezeichnet) der weiter folgende Saum bis zur Schwanzspitze ist der verlängerte Trichitensaum des Mundes.

seits auch der Trichocysten-(Trichiten-)saum verlangert, so dass durch Trichocystenwirkung verhaltnismassig grosse Vielzeller gelahmt oder getotet werden konnen.

Schliesslich sei die auffallende Funktionsverstarkung der Pulsationsblasen erwahnt, die auch hier einerseits der Zahl nach, andererseits aber

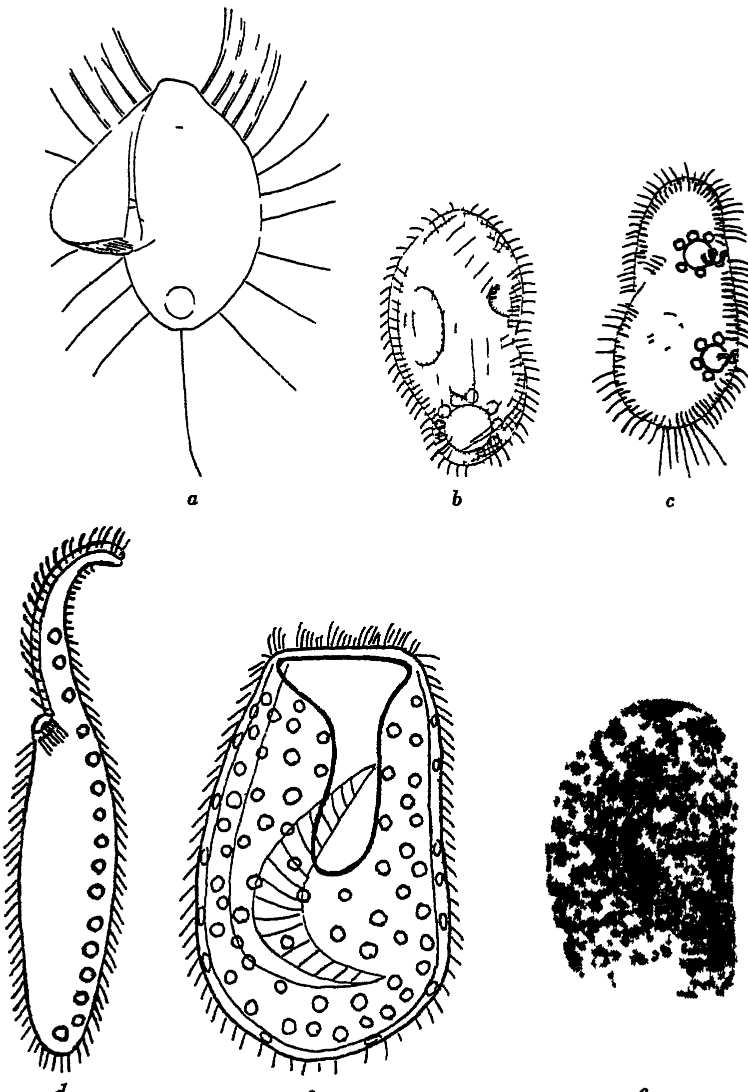



*Abb 6* Intensifikation der kontraktilen Vakuole *a)* Cyclidium *b)* Colpoda, *c)* Paramaecium trichium, *d)* Dileptus, *e)* Bursaria (Das rechte Bild von *e* Mikrophoto nach einem Silberpraparat von *J Gelei*)

in Form von Oberflächenvergrösserung infolge Kanälchenbildung zutage tritt. An den Einzelfiguren von Abb. 6. sehen wir eine Reihe (a—e), wo die Zahl der Blasen vermehrt wird und an Abb. 7a—e Fälle, wo die Länge der Exkretionskanäle zunimmt. In beiden Fällen führt diese Zunahme der Funktion zugleich zur Vergrösserung und somit zur Vervollkommnung des Gesamtorganismus. Besonders lehrreich zeigt sich dies bei den Parameciiden: *Paramecium trichium* (Abb. 6c) ohne Radialkanälchen ist noch ganz klein, *Paramecium nephridiatum* (Abb. 7b) nimmt eine Mittelstellung ein, wogegen *Paramecium caudatum* (Abb. 7c) mit den langen gewundenen Kanälchen enorm angewachsen ist. *Tillina magna* gehört zu den grössten Infusorien und ist laut Abb. 7e in ihrer ganzen Körperlänge breit kanalisiert. Es empfiehlt sich, die beiden Tiere: Bursaria und Tillina nebeneinanderzustellen, dort die unglaublich grosse Zahl der Blasen, hier die enorme Länge der Kanäle. Auffallend lange Kanäle haben auch die Ophryoglenaarten, die, wenn auch nicht immer durch ihre Körpergrösse, so doch durch eine auffallend rege Bewegung ausgezeichnet sind. Stentor ist zwar ein grosses, aber ein faules Tier, dem seine schwache Kanalisation (Abb. 7a) gut passt. Bei *Urocentrum turbo* (7d) eine auffallend starke Kanalisation; das Tier bewegt sich in ungeheftetem Zustand rasend schnell.

### 2. *Abschwächung der Funktionen* (*Sewertzoff*, 1931, *S.* 190—191).

Von diesem Prinzip der Evolution gibt *Sewertzoff* an: »Bei der regressiven Evolution der *Zellen* kann eine primäre, d. h. eine für das Leben der Zelle notwendige Funktion nur bis zu einem gewissen Minimum abgeschwächt werden«. Ganz dem entsprechend sehen wir bei den Protisten eine oft erschienene Regression. Diese Veränderungsmöglichkeit kann sowohl am Vorder-, als auch am Mittel- bzw. Hinterkörper der Holotricha und Oligotricha beobachtet werden, wie es uns in Abb. 8a—c vorgeführt wird. Wenn bei schnellen Tieren, wie Ophryoglena (Abb. 1) und Loxocephalus (Abb. 3b) vorn die Cilien angereichert werden, so ist Urocentrum (Abb. 10e) ein Gegenstück hierfür, da es kaum vorauseilt, sondern wie ein Mörserstösser im Wasser herumrotiert und dementsprechend die vorngelegenen Cilien ihre Rolle eingebüsst haben und ganz verschwunden sind. Viel weiter ist die Defloration bei Urozona (Abb. 8b) gegangen, wo an dem langsam vorwärts schwimmenden Tier nur der Mittelkörper bewimpert, vorn und hinten dagegen kahl ist. Noch allgemeiner verbreitet ist die teilweise oder vollständige Defloration des Hinterkörpers bzw. Schwanzteiles: die ganze Gruppe der Oligotrichen (Abb. 3a) ist

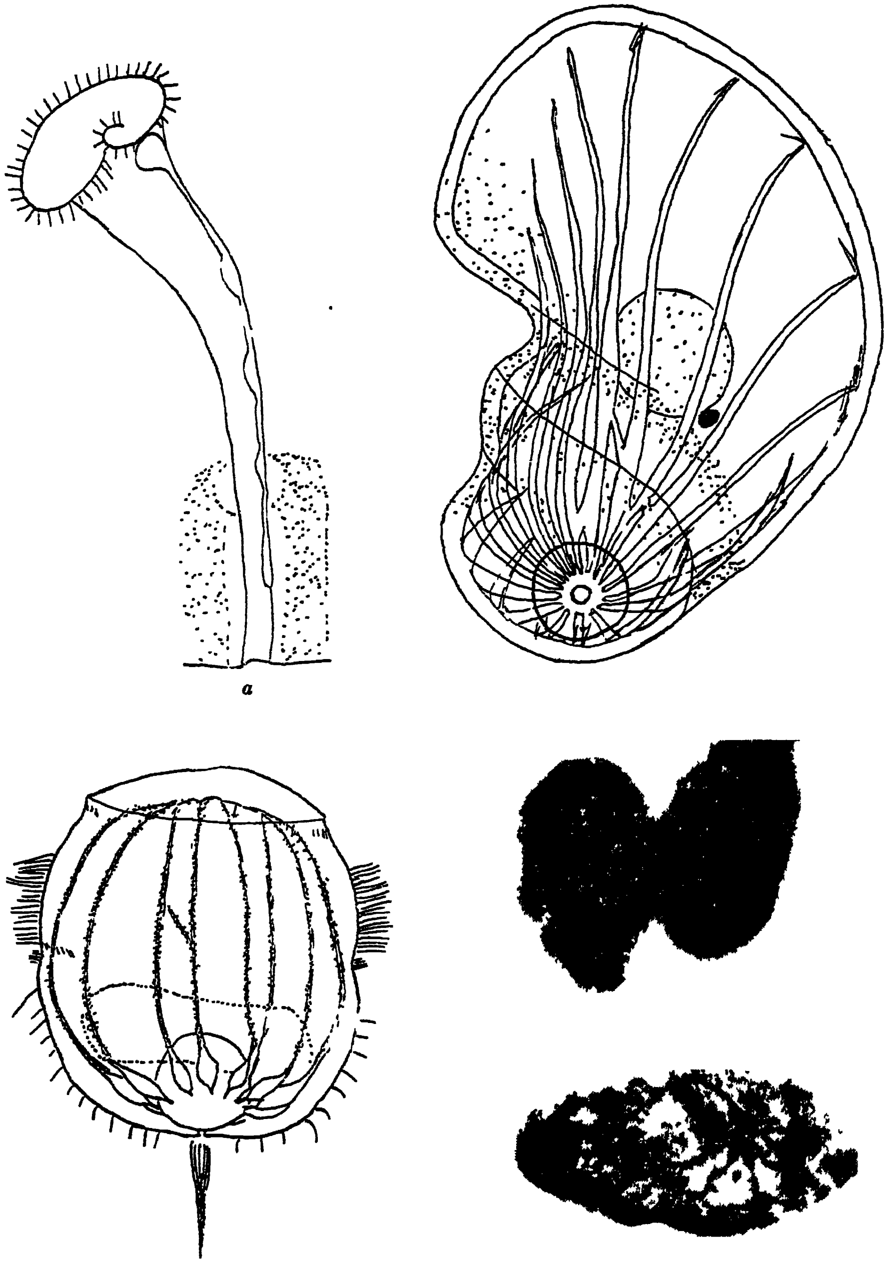


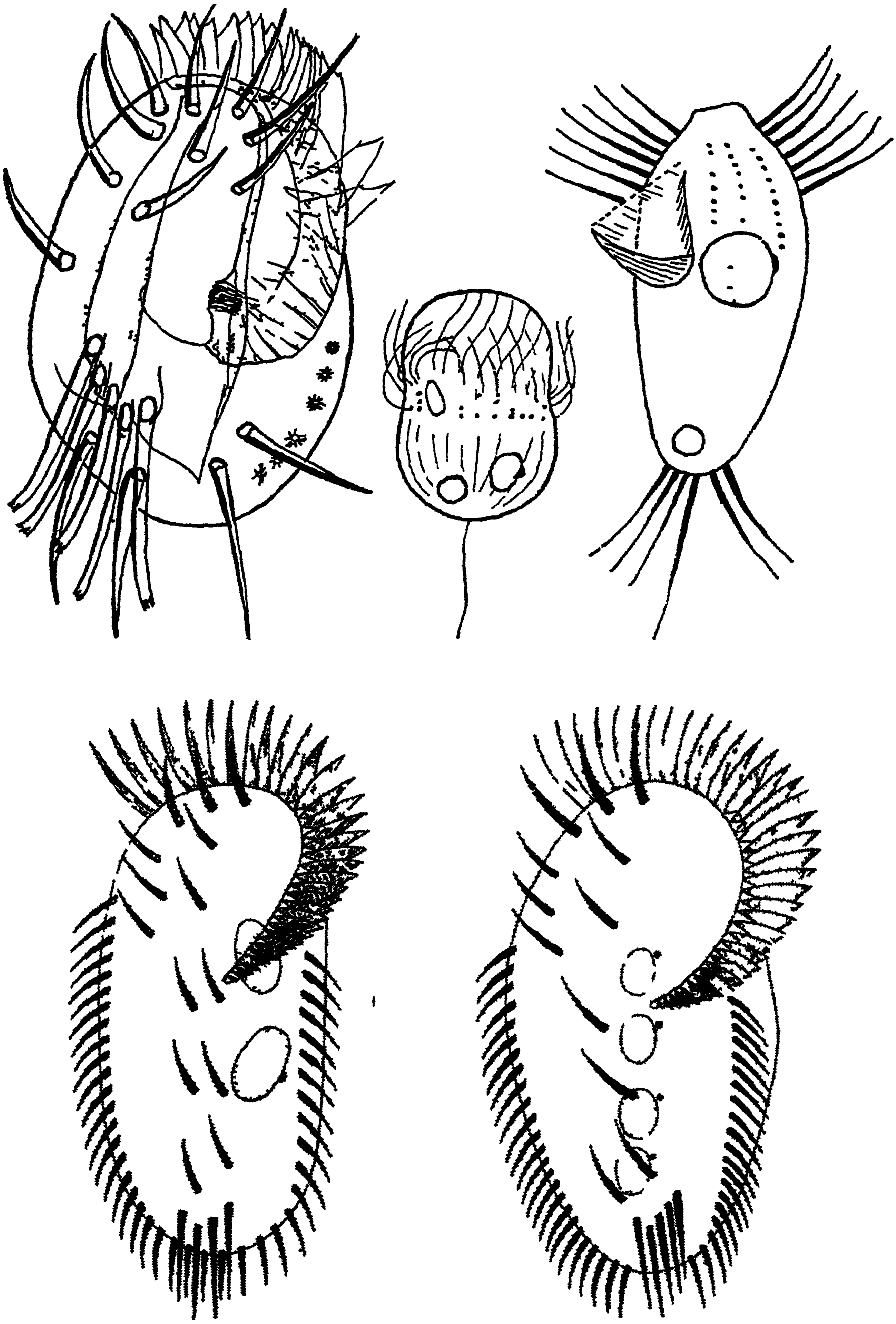

*Abb. 7.* Intensifikation des Nephridialapparates durch Radialkanäle. *a)* Stentor, *b)* Paramecium nephridiatum, *c)* Paramecium caudatum, *e)* Tillina magna. *(b—e* nach Silberpräparaten von G. *Gelei.)* und d) Urocentrum.

hinten kahl. Ganz diesem Entsprechendes finden wir bei *Cyclidium oligotrichum* (Abb. 8c), welches nur am Vorderende bewimpert ist und am Hinterende die starren Steuerborsten trägt. Wir heben ferner hervor, dass die abgewandte Seite der thigmotaktischen Tiere ebenfalls schütter bewimpert ist. So haben z. B. die Nassulidae an der Dorsalseite eine um 10 % schütterere Ciliatur als ventral. Mikrothorax (Abb. 23g) ist rechtsseitig thigmotaktisch und die linke Seite ist kaum bewimpert. Die verschiedenen Loxophyllum-arten gleiten ebenfalls rechtsseitig und sind hier stärker und an der linken Seite schütter bewimpert, wogegen die Lionotusarten (Abb. 5c) an der linken Körperseite die Cilien schon ganz verloren haben.

Eine klare Abschwächung der Funktionen sehen wir am Mittelkörper des vollkommensten Hypotrichen, bei höherstehenden Holosticha und Oxytricha, besonders aber bei den Euplotes-Arten (Abb. 8a), Abb. 23e zeigt das Ventralfeld einer Urostyla mit der vollständigen und nahezu gleichmässigen Bewimperung, doch mit dem Fall einer eingeleiteten Intensifikation vorne und hinten. An *Paruroleptus novitas* Horváth (Abb. 15c) sind die Ventralreihen schon auf zwei dicht, bei *Holosticha oxytrichoidea* Németh (Abb. 8d) schütter, bei *Oxytricha tetranucleata* Németh (Abb. 8e) schon mangelhaft bewimperte Reihen reduziert, wogegen an *Euplotes* (Abb. 8a) das Mittelfeld kahl ist; diese Reduktionen sind mit der Ausbildung von kräftigen Zug- und Stossbeinen am Vorder- und Hinterkörper verbunden, die dann die Cirren des Mittelkörpers gewissermassen funktionslos machen und hier infolgendessen schütter werden und im Wachstum zurückbleiben (Abb. 8.). Dieses Prinzip haben meine Schüler *L. Feledi* und *A. Németh* an einigen Holo- und Oxytricha untersucht und ebenfalls gefunden, dass an der mittleren Region des Ventralfeldes eine Reduktion der Cirren im Gange ist und diese an den reduzierten Stellen sowohl an Zahl als auch in der Grösse, also quantitativ reduziert werden und zugleich die Variabilität der Reductionstellen im Falle von *Feledi.* grösser wird (noch nicht publiziert Arbeiten).

Wie eingangs erwähnt, bezeichnet *Sewertzoff* (S. 233) die Intensifikation als ein Grundprinzip, geht aber auf die theoretische und ideologische Bedeutung dieses Prinzips nicht ein. Dies möchte ich hier nachholen

*Abb. 8.* Cilienlosigkeit am Cyclidium-Mittelkörper bei oligotrichum (c), an den beiden Körperenden bei Urozoma (b) und Abschwächung der Cilienzahl am Mittelkörper bei Euplotes (a. *d)* Holostischa oxytrichoidea mit zwei schütteren Ventralreihen und *(e)* Oxytricha tetranucleata mit zwei mangelhaft bewimperten Ventralreihen, *(d, e)* Zeichnung von A. Németh, 1950.



*d*

Solange die Zahl der Cilien im Interesse einer schnelleren Arbeit einfach vermehrt wird, geschieht nichts neues, nur der Effekt wird quantitativ erhöht. Dieser quantitativen Vermehrung trägt der Organismus dadurch Rechnung, dass eine einzige Cilie ein schwaches Ruderorgan darstellt und infolge seiner baulichen Schwäche überhaupt nicht in die Länge wachsen kann, um ihren Wirkungseffekt zu erhöhen, sondern im Gegenteil, wenn es darauf ankommt, dass eine Cilie kräftiger schlagen soll, so wird sie kürzer, wie dies bei vielen Nassula-Arten daraus hervorgeht dass die Cilien vorne, wo sie kräftiger arbeiten müssen, kürzer sind als hinten. Die einzige primitive Art und Weise der Mehrarbeit wird hier also durch die Mehrzahl erreicht.

Die Lage ändert sich aber sofort, wenn ein neuer Faktor hinzutritt, wenn nämlich die topographische Lage der Cilien sich insofern verändert, dass sie sich *eng aneinanderschliessen*, soweit, dass sie *sich gegenseitig stützen können*. Auf diese Weise entstehen die Syncilien *(Gelei)*, in denen sich die Einzelcilien zu Komplexorganen verkleben. Die erste Folge der engen Kollaboration ist, dass innerhalb eines Syncilliums *die Einzcelcilien weit in die Länge wachsen* (was durch ihre gegenseitige Stützung möglich wird) und dadurch eine noch weiter erhöhte Kraftleistung erreichen. Dieser vorläufig noch immer nur quantitativen Veränderung *folgen dann die verschiedensten qualitativen Umwandlungen*, indem aus den Cirren die qualitativ verschiedensten Differentiierungen hervorwachsen, so wie z. B. Springfüsse bei den Halteriden (Abb. 3c), Griffel aus den Vordercirren bei den verschiedensten Hypotrichen (Abb. 8, 15c), Schreitfüsse, abgestutzte Transversalcirren (Abb. 8a), Ventillatoren des Hinterendes und der linken Seite, Kratz- und Schluckcirren, Fangbeine der peristomalen Umgebung. Diesen qualitativen Veränderungen werden wir noch des öfteren begegnen, da sie die Grundlage zu verschiedenen Gesichtspunkten bzw. phylogenetischen Veränderungen bilden.

Mit diesen vielseitigen Differentiierungen sind aber die quantitativ bedingten Abänderungen noch nicht beendigt. Es wiederholt sich nämlich der Entstehungsmodus eines Syncilliums, indem durch das Nebeneinandertreten mehrerer Syncilien, besonders Membranen und Membranellen, Organsysteme entstehen, die entweder eine vielseitige Körperbewegung (Adoralzonen der Didiniidae (Abb. 24a), Hypostomatidae, Pektinellenkranz der Opisthonecti (Abb. 9d) und Mobilia, oder — als peristomales Wirbelorgan — die Ernährung, also qualitativ anderes leisten. Selbst diese Assoziation der Syncilien zeigt verschiedene Grade der Organisation Als ersten Grad können wir das Wirbelorgan der Stentoridae bezeichnen, wo vogelflügelähnliche Membranellen in eine Spiralreihe geordnet die

einzelnen Membranellen der Lage nach vorderhand wieder quantitative Verschiedenheiten aufweisen und dabei ein kompliziertes Organsystem darstellen, an dem ich *(Gelei*,1926) elf Arten von Stützelementen unterscheiden konnte. Dann folgen die Spirostomidae, wo gegenüber dem linkslaufenden Wirbelorgan rechts eine einfache undulierende Membran (Abb. 15a—c) erscheint. Als Höchstleistung der qualitativen Komplikation erscheint der Peristomalapparat der Hypotrichen, wo das Wirbelorgan schliesslich mit drei gegenübergestellten grossen Membranellen (End-, Ad- und Paroralmembran, s. Abb. 15, Paruroleptus) zusammenarbeitet.

Ein wahrer Umschlag der quantitativen Vermehrung in qualitative zeigt sich schliesslich bei Ophryoscolecida, indem hier das Wirbelorgan und damit jedes Syncilium in dreie gespalten wird, wo sich also aus einer einzigen Flügelmembran ausser Tastcilien auch Bewegungs- und Schluckabschnitte abspalten *(Gelei und Sebestyén*, 1932).

Die Intensifikation der Exkretionsorgane ist theoretisch in anderer Hinsicht wichtig. Im Falle der Bursaria (Abb. 6e) sehen wir einen einfachen, nicht viel bedeutenden Fall : die Zahl der Exkretionselemente wird parallel mit der Körpergrösse verändert : quantitative Veränderung auf der einen Seite ruft adaequate Veränderung auf der anderen Seite hervor. Bei Parameciida und Tillina (Abb. 7) geht aber gleichzeitig eine qualitative Veränderung voraus, indem das Exkretionsorgan sich in Abschnitte differentiiert und dadurch leistungsfähiger wird. Für eine Mehrleistung ist hier also eine qualitative Veränderung der Hauptgrund. Nun aber gehen wir weiter in der Betrachtung der *Sewertzoff*-schen Prinzipien!

### 3. *Festlegen der Funktionsabschnitte (Phasenfixation, Sewertzoff, 1931. S. 191—198).*

*Sewertzoff* leitet den digitigraden und unguligraden Zustand der Säuger aus der plantigraden Form ab, indem er darauf hinweist, dass die uralte plantigrade Bewegungsform der Vierfüssler beim Ausführen eines jeden Schrittes mit einem plantigraden Zustand angeht, der ein vollständiges Auflegen der Sohle bedeutet, dann aber in den digitigraden Zustand übergeht und schliesslich beim Heben des Fusses im unguligraden Zustand endet : und diese beiden letzten Phasen werden bei gewissen Tieren separat als selbständiger Zustand fixiert ; ebendies sind die Digitigraden und Unguligraden.

Wir finden bei den Ciliaten ganz bestechende Fälle für die Phasenfixation, wie es an Abb. 9a—e dargestellt ist. Es sei daran erinnert, dass

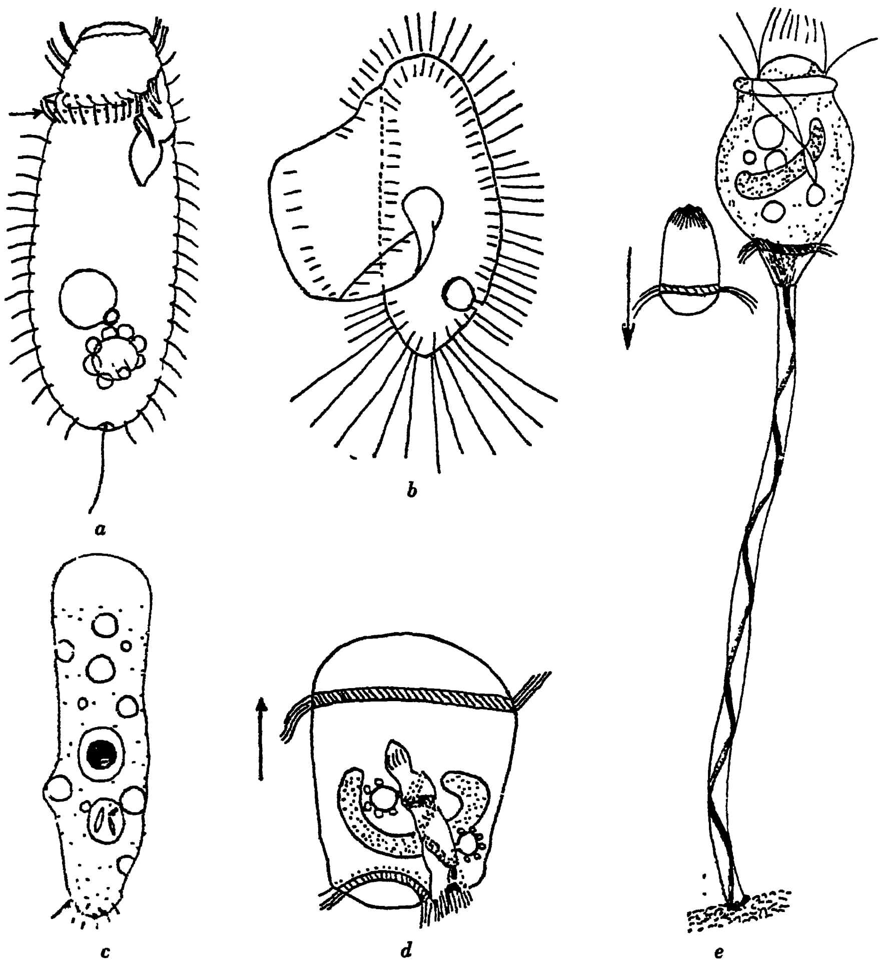



*Abb. 9.* Fixation der Bewegungsphasen *a)* bei Loxocephalus in der adoralen Rinne, siehe den Pfeil. *b)* bei Pleuronema im gespreizten Schwanzbüschel, *c)* eine Amöbe mit den *wandernden* Exkretionsvakuolen (in *a* und *b* führen dagegen lokalfixierte Kontraktionsvakuolen), *d)* Opisthonecta henneguyi, *Faure Fremient*, ein rückwärts schwimmender Peritrich und *e)* Vorticella in Umwandlung in die Schwärmerphase, daneben Schwärmer, Pfeile zeigen die Bewegungsrichtung.

bei der Ausführung eines Cilienschlages im Anfangszustand jede Cilie gleich einer Peitsche nach vorn gekrümmt ist. Dieser Zustand ist in den starren Cilien der adoralen Grube bei Loxocephalusarten (Abb. 9a) und im Schwanzbüschel vieler Holotrichen verwirklicht (Abb. 9. *Pleuronema coronata*, Abb. 6c: *Paramecium trichium*, Abb. 8c: *Cyclidium oligotrichum)*.

Ferner ist von den Pulsationsblasen der Rhizopoden (Abb. 9) bekannt, dass sie meist im Entoplasma mit den Plasmaströmen zirkulieren, am Ende aber jede Blase an das Ektoplasma, schliesslich an die Pellicula geheftet, lokal fixiert und so entleert wird. Bei den höheren Rhizopoden und sämtlichen Ciliaten wird diese letzte Phase fixiert, indem die Exkretionskanäle an bestimmte Cilienreihen fest gebunden, also lokalisiert entstehen (vgl. Abb. 9c mit Abb. 3b, Loxocephalus p. e. Abb. 14a und 19b).

Das schönste Beispiel einer Phasenfixierung zeigen uns jedoch die Opisthonecta-Arten (Abb. 9d). Es sind dies freischwimmende Peritrichen des Kleinplanktons im Süsswasser, die ständig nach rückwärts schwimmen mit nach hinten gerichteter Mundöffnung. Hierzu wollen wir in Erinnerung bringen, dass die vegetativen Schwärmer der Peritrichen, d. h. die vom Stiel abgelösten Glöckchen (Abb. 9e) immer nach rückwärts schwimmen, damit ihr thigmotaktisches Hinterende, an dem der Stiel abgesondert wird, mit der Unterlage in optimaler Umgebung unvermeidlich, direkt und schnell in Berührung komme. Die Opistonecta-Arten sind also nichts anderes als persistierende Schwärmer, im Schwärmerzustand fixierte Phasenobjekte (vgl. an Abb. 9 Opistonecta (d) mit dem Schwärmer von Vorticella (e). Dieser Fall wird besonders dadurch wertvoll, dass unter den Peritrichen die Astylozoonidae freie Vorwärtsschwimmer sind, hier also keine Phasenfixation, sondern eine solche Rückkehr zum alten Freileben vor uns steht, wo die Körperteile in unverändertem Zustand vor uns liegen.

### *4. Betriebsänderung (Funktionswechsel, A. Dohrn, 1875. Sewertzoff, S. 198—206).*

Das zuerst schon im Jahre 1875 entdeckte Prinzip der phylogenetischen Veränderungen ist die *Dohrn*sche Idee des Funktionswechsels; der Gedanke lag eigentlich schon im *Lamark*schen Prinzip der aktiven Adaptation enthalten. *Dohrn* sieht die Möglichkeit zu Betriebsveränderungen darin begründet, dass die Organe vielfunktionell sind, dass jedes Organ mehr und auch anderes leistet, als ihm in seiner Hauptfunktion zukommt. Bei Funktionsänderungen tritt dann eine seiner Nebenfunktionen hervor und das Organ wird in dieser Richtung verstärkt und inzwischen gleichzeitig hinsichtlich seines einstigen Baues und seiner früheren Form verändert.

Für Dieses Gestaltungsprinzip finden wir bei den Ciliaten schöne Beispiele. So hat z. B. die Cilie neben ihrer Hauptfunktion, der Bewegung, noch die zweite, die der Empfindlichkeit Aussenreizen gegenüber, zu versehen. Aus diesem Grunde entstehen aus den Cilien, ja oft aus Cilienreihen,

Sinnesborsten oder Borstenreihen (wie an Abb. 4a, 4c, 10b und $20c_3$) zu sehen) vor allem Tangorezeptoren (Tast-, Druck- und Rheorezeptoren), aber auch chemische Sinneselemente, die diese zweite Funktion der Cilien ausüben und dementsprechend sowohl am Cilienstiel wie auch am Basalkörper verändert werden.

Die Cilien leisten bei ihrer Bewegung auch einen Widerstand und, indem diese Fähigkeit hervorgehoben wird, können aus starrgewordenen langen Cilien Bremsen entstehen, die die Bewegung hemmen (Abb. 3c, Halteria) oder dem laufenden Tier zum Stillstand verhelfen (Abb. 9b, *Pleuronema)* eventuell das Schweben erleichtern *(Halteria)*. Die Cilien besitzen ausserdem eine Zugfestigkeit, derzufolge ein Ciliat auch mit den gewöhnlichen Cilien sich an Gegenstände verankern kann. Demgemäss dienen beim Cyclidium (Abb. 15a) die langen Cilien zum verankern und es entsteht am Urocentrum (Abb. 10d) hinten ein Schopf, eine Art Cirrenschwanz aus Cilien, der vermittels eines Schleimfadens das Tier an seine Unterlage verankert.

### 5. *Betriebserweiterung (Plate, 1912., Sewertzoff, S. 206—208)*.

Im Falle dieses wichtigen Prinzips wird das komplizierter und immer leistungsfähiger gewordene Organ einen neuen, bis dahin nicht erfüllten Wirkungskreis erhalten und sich dabei verändern. So kommt den Kiemen der Lamellibranchiaten ausser der Atmungsfunktion nebenfunktionell die Aufgabe zu, auch Nahrungspartikelchen herbeizustrudeln und hierzu kommt noch eine ganz fremde Funktion: sie dienen auch als Brutraum. Ein wahrer Fall der Entwickelung im Gefüge der Epigenese.

Ein ganz primitiver Fall für die Erweiterung des Wirkungskreises ist vor allem an den Cilien festzustellen, indem diese durch Aenderung ihres Schlages und durch ihre Zusammenarbeit statt Wasser vom Körper wegzukehren, die ausgeschiedenen Sekretkörner zur Cystenhülle ordnen oder diese Körnchen zum Aufbau des Wohnrohres im Falle der Gehäusebewohner (Abb. 10b, Stentor und Stychotricha 10c, das gleiche z. B. bei den verschiedenen Maryna- und Mycterothrix-Arten (Abb. 22c) verwenden. Hier folgen vorderhand der Betriebserweiterung keine baulichen Veränderungen. Dagegen erscheinen solche bei den Syncilien, wie es oben bei der Auswertung der Intensifikation kurz erwähnt wurde. Die vorderen Ventral- und Frontalcirren der Hypotrichen können neben der Schwimmbewegung vor allem Schreit-, Fang- und Kratzbewegungen leisten (Abb. 8a, Euplotes). Das ganze Organ aber kann sich neben der Schwimmfunktion des bewegten Tieres während des Stillstandes des Lebewesens mit Herbeistrudeln von Nahrung, leblosen oder lebendigen Körpern, mit der Aus-

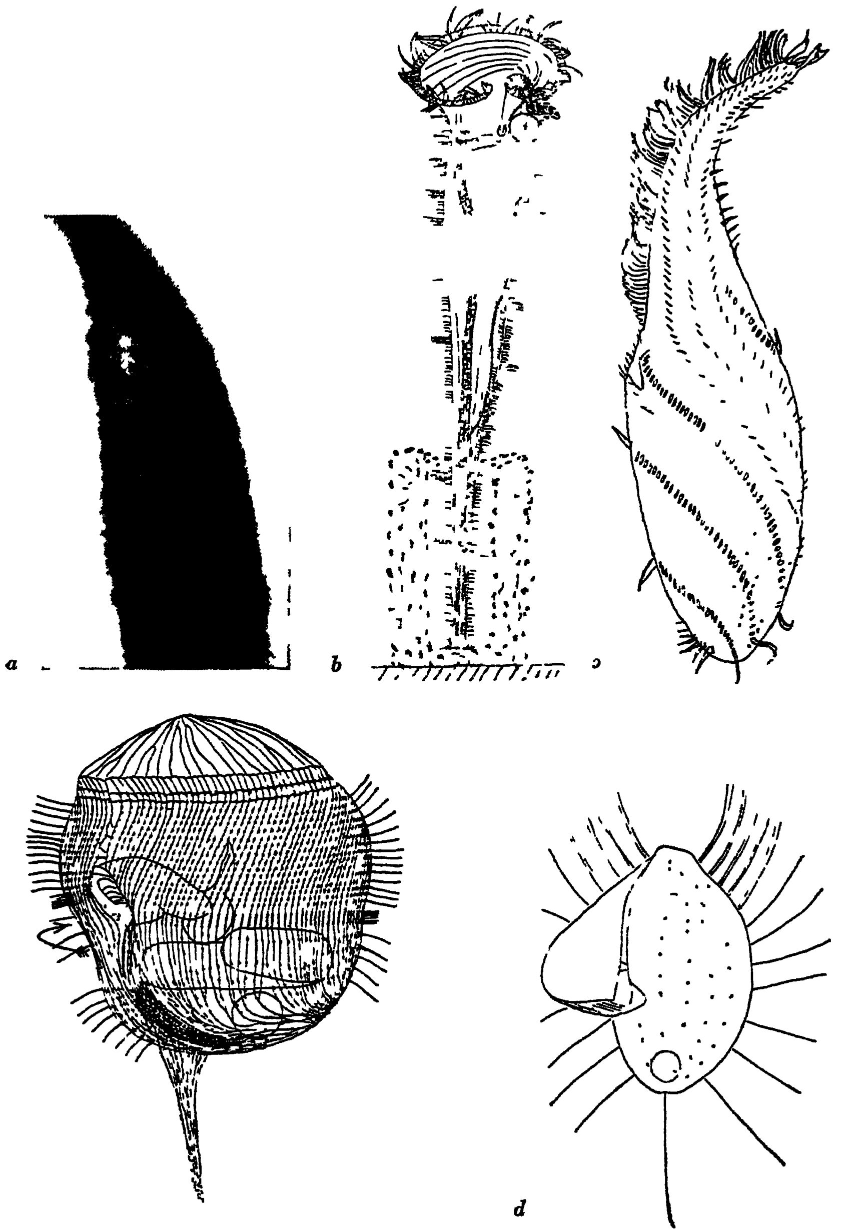



*Abb. 10.* Funktionserweiterung der Cilien, in *a)* beim Paramecium kehren die Cilien in den Wellen der Mulde die Nahrung zum Cytopharynx, *b)* und *c)*. beim Stentor und Stichotricha entstehen am Mundfeld Membranellen im Interesse des Ernährungsstrudels. Bei beiden Tieren dienen die hinteren Körpercilien zum Einordnen der Tektinkörper in das Wohnrohr, *d)* beim Cyclidium entwickeln sich lange Fangcilien, die beim Urocentrum (e) in einen Schwanzschopf geordnet werden.

wahl der nämlichen Körper, deren Einfangen und Verschlucken usw. betätigen. Diese verwickelte Funktion bringt eine starke bauliche Komplikation des ganzen Systems mit sich und führt vor allem zur Entstehung von Syncilien, zur Differentiierung derselben in verschiedenen Richtungen (Schwimm-, Schreit-, Stemm- und Lüftbeine, Schwimmflügel usw.) und



*Abb. 11.* Amoebe verschluckt einen Pilzfaden. Direkte Fortsetzung der Aussenpellicula in das Schluckrohr (Silberpräparat mit der Sublimat-Silbermethode, 700 ×).

zu einem verwickelten Zusammenhang mit anderen Elementen, wodurch eben das Wirbelorgan das schönste Beispiel für die Idee *Plates* wird.

Eine Funktionserweiterung erleidet die Cilie auch in der Hinsicht, dass sie mit verschiedenen anderen Organen in Wirkungsverbindung tritt, sowie mit Trichocysten, Tektinkörnern und Exkretionsorganen. Diesen Zusammenhang werden wir später bei Nr. 15 näher besprechen, wenn die Verbindung der Funktionen erörtert wird.

Die schönste Reihenfolge zu Betriebserweiterungen und damit zu Komplikationen und Vervollkommnung bietet uns der Mund der Ciliaten, wie es an Abb. 12a—f dargestellt ist.

Bei der Gruppe der Gymnostomata finden wir als niedrigste Stufe eines Mundes einen cilienlosen, nackten Protoplasmafleck am Vorderende, an welchem die Nahrung einverleibt oder ausgesaugt wird (Abb. 12a, *Holophrya hexatricha)*. Eine Verdauungsvakuole wird hier gebildet, indem beim Schlucken die ektoplasmatische Pellicula soweit einwärts geschoben wird, dass sie abreisst. Der ganze Mund besteht hier aus einem dichteren, in die Tiefe dringenden Ektoplasmazapfen. Diese Ernährungsart erinnert stark an den Schluckprozess einer Amoebe, wie ihn Abb. 11 zeigt, wo deutlich sichtbar ist, wie sich die ektoplasmatische Pellicula ins Einverleibungsrohr fortsetzt und schliesslich zur Wand der Verdauungsblase wird. Der zweite Schritt der Vervollkommnung ist das Auftreten von Trichocysten (Trichiten) an der Lippe *(Holophrya saginata,* Abb. 12b), die die Beute beim Hervorschnellen lähmen oder töten können (neues

Element Nr. 1.). Der dritte Schritt ist das Auftreten von Reusenstäben (neues Element Nr. 2), die am äusseren Rande des Schluckplasmas stehen (Prorodon, Abb. 12c). Die Reusestäbe bilden ein vorgezeichnetes Schluckrohr, das weit in die Tiefe des Entoplasmas führt. Als nächster Schritt folgt eine warzenartige Ausstülpung des Saugplasmas (neues Element Nr. 3), wo die Beute besser gefasst werden kann (*Actinobolina vorax*, Abb. 12d).

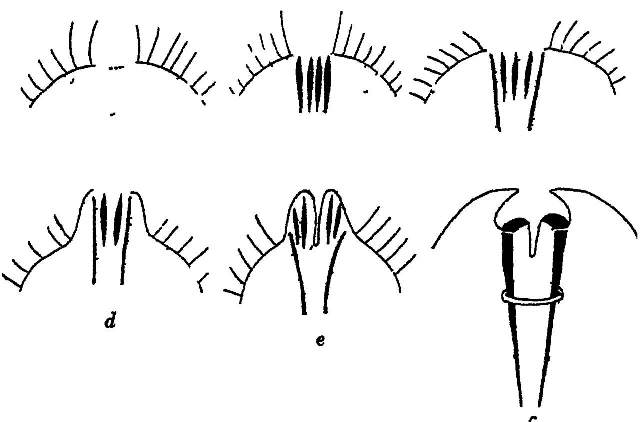



*Abb. 12.* Entwicklung des Mundapparates in der Gruppe der Gymnostomata (naheres im Text).

Inzwischen entsteht an dem Mundfleck ein *ständiger* Mundspalt und auch das Ektoplasmahäutchen stülpt sich in Form eines feinen Rohres oder engen Spaltes (Schluckrohr, neues Element Nr. 4) mehr und mehr in die Tiefe hinunter (Chaenea, Abb. 12e). Der Gymnostomatamund erreicht seine Höchstentwicklung in der Gruppe der Hypostomata (Chlamdodon, Nassula), wo die Umgebung des Mundes eingestülpt wird und infolgedessen ein Vorhof (neues Element Nr. 5) entsteht, der durch Radialfasern (neues Element Nr. 6) erweiterungsfähig ist. Hier treten um die Bündel der Reusestäbe zugleich gürtelförmige Zirkularfasern (neues Element Nr. 7) auf, die die Stäbe elastisch in eine Einheit zusammenfassen. Von jedem Reusestäbchen wird aussen ein zahnartiges Endstück (neues Element Nr. 8) losgelöst, welches beweglich hingefügt beim Fangen und sicheren Schlukken der Beute tätig ist. Genau dasselbe wird durch Spiralfasern oder Spiralflügel (neues Element Nr. 9) noch stärker bewirkt, die als statische Elemente die Stäbe in die Umgebung besser einfügen. Der anfängliche Saugapparat erweitert sich also zum Fang- und Schluckapparat, wobei er baulich sehr kompliziert, zugleich aber auch stark vervollkommnet wird.

Abb. 13 zeigt eine andere Reihe der Vervollkommnung des Mundapparates in der Gruppe der Trichostomata. Hier finden wir in der niedrigsten Stufe einen Mundtrichter, der aus einer einfachen, vor dem oesophagealen Rohr gelegenen Einstülpung besteht und mit Cilien, ohne besondere Differentiierung derselben besetzt ist. Die Reusestäbe bleiben auch hier erhalten, bekommen aber den Namen Schlundfasern (Abb. 14b, fibr. oes.). Als nächste Entwicklungsstufe entstehen in der Mundein-

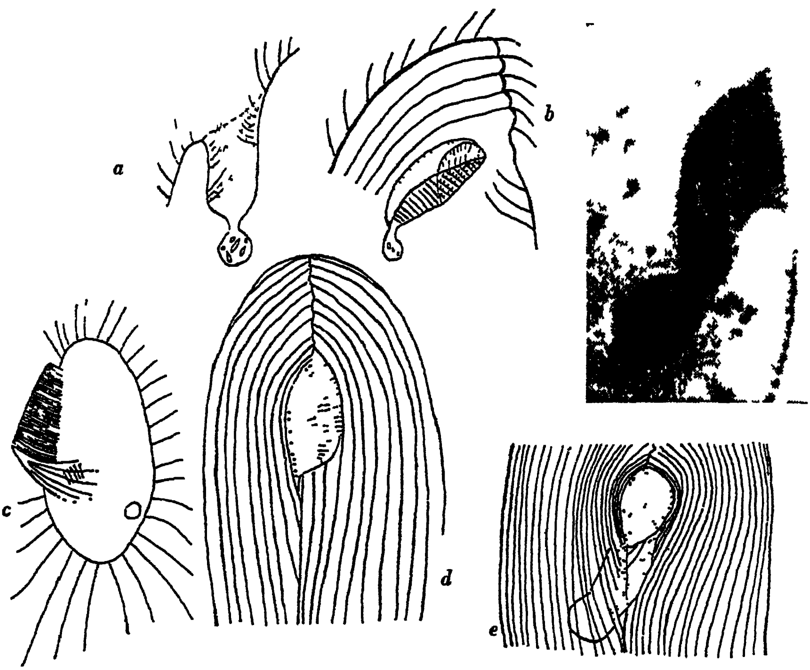



*Abb. 13.* Vervollkommnung des Mundtrichters in der Gruppe der Trichostomata. Die Punktierung bedeutet den Basalteil der Mundmembranellen, die Bogenlinien (Langsneuroneme) des Körpers deuten die Stellen der Cilienreihen an. *e)* Seitenansicht des Cytopharynx eines Parameciums nach einem Silberpräparat. *a)* Dichte Bewimperung des Mundtrichters, *c)* die rechtsständige Segelmembran, die in *d)* und *e)* als eine (am Bilds linke) Kornerreihe sichtbar wird, *$e_1$)* eingesenkter Cytopharynx mit Vestibulum, wo die beiden linksständigen Membranellen zu einem Penniculus verschmolzen sind *d)* Frontonia.

stülpung zwei aus Cilien gebildete dichtere Flecken, sog Mundbürsten (Penniculus, *Gelei* 1935. S. 157), die beim Schlucken gegeneinander wirken. Solche finden wir beim Genus Colpoda, Tillina, Mycterothrix. Als eine Weiterentwicklung tritt bei Tillina und besonders bei Bresslaua eine vestibulare Einstülpung der Umgebung auf. Aus diesen zwei Bürsten und dem eingestülpten Cilienbesatz entstehen später *drei* Membranellen,

die die grosse Gruppe der Hymenostomata auszeichnen. Hier sitzt ausserhalb der Mundlippe, direkt rechts, zugleich eine vierte einfache Membranelle (Abb. 13c, Pleuronema, Frontonia, Colpodium, Loxocephalus), die dem Wasserstrom gegenüber als Anprallfläche dient.

Als Höchstleistung des Hymenostomata-Zustandes folgt eine nochmalige Einstülpung der Mundumgebung, wodurch vor die Mundbucht mit den drei Membranellen und der Segelmembran ein Vorhof, Vestibulum, gesetzt wird, ähnlich wie wir ihn im Falle der Parameciiden sahen, wo der ganze Mundapparat aus dem Vestibulum (das ist die neue Einstülpung) Cytopharynx und oesophageales Rohr (Abb. 13e, 14b) zusammen-

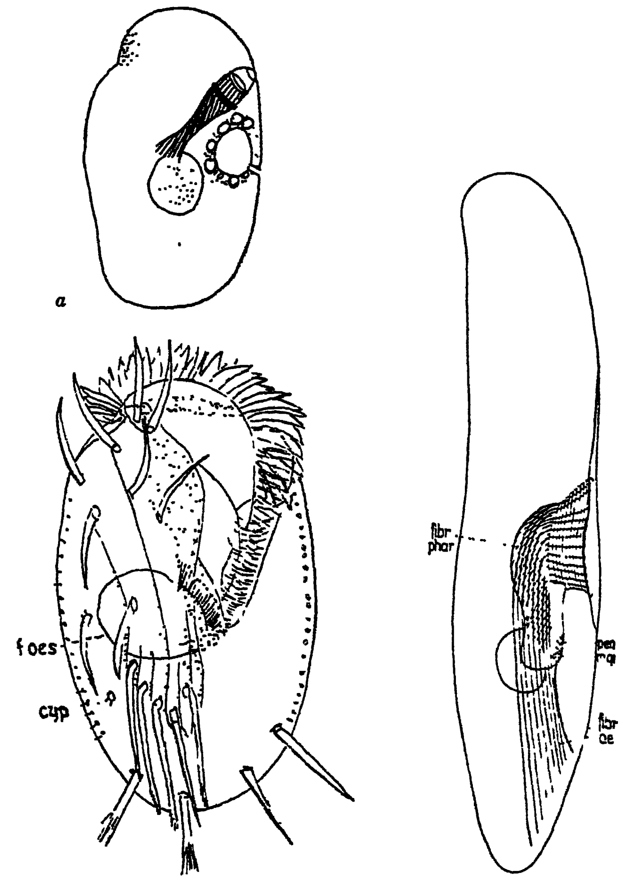



*Abb. 14.* Die Vertretung der Reusestäbe (von Nassula) durch das Pharyngealrohr beim Paramecium, wo nur einseitige Stäbe *(fibr. phar)* sind. beim Euplotes nur ein einziger bogenförmiger Faden *(foes)*, *cyp*-cytopyge.

gesetzt wird. Dabei hat sich auch die Segelmembran in die Tiefe gesenkt. An ihrer Stelle entsteht draussen eine linke prästomale Mulde (Abb. 14b, 23d, 24a, Paramecium), die den Ernährungswirbel an die rechte Lippe anstossen lässt.

Bei der Gruppe der Spirosttricha geschieht wieder etwas anderes. Hier wird die rechte Segelmembran nicht nur erhalten, sondern sogar verdoppelt (Abb. 15c,) und es entwickelt sich statt der Mulde ein Wirbelorgan, welches einen stärkeren Wirbel verursacht.

Ich möchte schliesslich nicht unerwähnt lassen, dass auch im Falle der Exkretionsblase eine Betriebserweiterung erfolgt, indem die anfänglich (bei niederen Organismen) nur als Osmoregulator wirkende und dabei die nur auf eine Wasserausscheidung beschränkte Arbeit später (bei höheren Ciliaten) auf die Ausscheidung von Dissimilationsstoffen erweitert wird. Dabei vervollkommnet sich das Organ selbst durch Bildung von Radialkanälchen.

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass es zweierlei Betriebserweiterungen gibt, 1. Fälle, wo neue Funktionen und Organteile hinzutreten (Verbindung des Basalkornes mit dem Trichocystenkorn) und zweitens Fälle, wo neue Organteile entwickelt werden, um den Betrieb vollkommener auszuführen (morphologische Komplikation und physiologische Vollkommenheit.

### 6. *Betriebseinschränkung : Abnahme der Zahl der Funktionen (Sewertzoff, 1931. S. 211—212).*

Hierfür finden wir selten Fälle in der Ciliatenwelt. Es dürften hierher solche Fälle gerechnet werden, bei denen die Funktion einer Cilie dadurch eingeengt wird, dass sie als Schwanzbüschel in der Schwanzgeissel wenig oder garnicht bewegt wird und nur als Steuer dient. Ebenfalls sehen wir bei den Hymenostomata, dass die Segelmembran bei manchen Formen steif hervorragt, nur als Stossfläche verwendet und beim Schwimmen flach an die Mundbucht gelegt wird (Abb. 9a, b, Loxocephalus und Pleuronema, Abb. 8c, Cyclidium).

### 7. *Die Vertretung der Organe (M. Kleinenberg, 1886. Sewertzoff, S. 212—217.)*

*Kleinenberg* spricht über einen Organwechsel oder eine Organsubstitution dann, wenn ein phylogenetisch älteres Organ degeneriert und zerstört wird und an seine Stelle aus einer homologen oder nicht eimal homologen Anlage ein neues Organ mit derselben Funktion tritt. Als Beispiel hierfür führt *Kleinenberg* die Substitution der Chorda dorsalis durch die knorpelige und später durch die knöcherne Wirbelsäule an.

Wir hörten vorher, dass in der Gruppe der Hymeno- und Spirostomata rechts neben der Mundlippe eine (bei Hypotrichen zwei) adorale Membran entsteht, die als Anstossfläche gegenüber dem Wirbelstrom wirkt. Nun finden wir aber in der Gruppe Glaucoma (besonders *Colpidium colpoda)* und Euplotes, dass statt dieser ciliaren Membran ein steifer. pelliculärer Keil als Anstossfläche gegen den Ernährungswirbel hervorspringt und infolgesdessen die Segelmembran, von dieser Funktion entlastet, als überflüssiges Organ verschwindet. Diese Erscheinung wird uns sofort klar, wenn wir an der Abb. 15c bei Paruroleptus im Peristomium die beiden rechten (im Bilde links) Membranellen betrachten und dann sowohl in Abb. 15d als auch in Abb. 16b in diesen Querschnitsbildern bei Euplotes eine rechte Membran (bei *E. muscicola* Abb. 15d mit 11 bezeichnet) finden und statt der äusseren Membran ein steifer Kiel her-

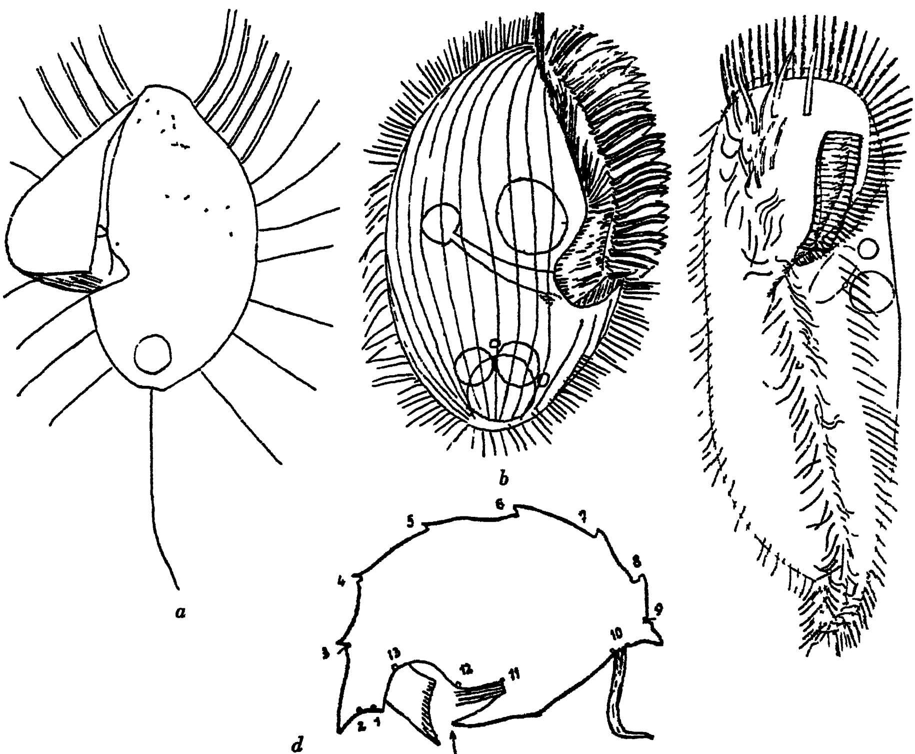



*Abb. 15.* Fälle für die Vertretung: Die Segelmembran beim Cyclidium *a*, Blepharisma *(b)* und Paruroleptus *(c)*, die entweder infolge der Mulde (Paramecium) oder infolge eines ektoplasmatischen Kieles (bei Euplotes siehe den Pfeil) wegfallt. In d 1—13 die Lage der Sinnesstiftchen, 1—9 die neun Tastborstenreihen.

vorragt. Bei *Spirochonidae* wird beinahe das ganze Wirbelorgan durch einen spiralen Plasmakragen (spirochona) ersetzt (Abb. 18a).

Ebenso haben wir gesehen, dass die Reusestäbe bei Gymnostomata deshalb entstanden sind, um die verschluckten Nahrungsstückchen ins Strömumgsplasma einzuführen und zugleich eine Bewegungsrichtung im Entoplasma zu geben. Wenn nun in der höherstehenden Gruppe der Trichostomata die vestibulare oder pharyngeale Einstülpung genau dieselbe Aufgabe erfüllt, so wird uns verständlich, warum hier die Reusestäbe (Schlundfasern) an Zahl abnehmen, sich nur auf der einen Seite (Abb. 14b, Paramecium) entwickeln und schliesslich nur eine einzige Schlundfaser erhalten wird (siehe Glaucoma, Colpidiumgruppe und Abb. 14c bei Euplotes *f. oes.).*

### *8. Die gleichwertige physiologische Vertretung (D. M. Fedotow, 1925. Sewertzoff, S. 216—127.)*

Hier hat *Fedotow* darauf hingewiesen, dass gewisse Organe in der Weise zum Verschwinden gebracht werden, dass irgendwo im Organismus ein anderes Organ genau dieselbe Rolle spielt. Ein klares Beispiel dafür ist nach *Fedotow* bei Hirudineen die Vertretung der einst mesenchymatischen Blutgefässe durch Lakunensysteme des mesodermalen Coeloms.

Unsere Beispiele: Eine beständige Körperform kann den Tieren entweder durch ein Fadengerüst des Ektoplasmas oder durch die Verdickung und Verhärtung der Pellicula gegeben werden, oder auch durch beides, wie es bei Parameciidae und vielen Hymenostomata bekannt ist. Tritt aber eine auffallende Verdickung des Ektoplasmas hervor, wie das bei den Euplotes- (Abb. 15, 16.) und Aspidisca-Arten bekannt ist oder treten Panzerplättchen auf wie bei Coleps, so fallen die ektoplasmatischen Gerüstfäden weg, da ihre Rolle durch die Verdickung der Pellicula ersetzt wird.

Durch die aus der Körperfläche hervorsteigende (gewöhnlich rechtsständige) Segelmembran, besonders aber durch ihre taschenartige Form, wird vor den adoralen Ernährungswirbel ein Hindernis, eine Anprallfläche gestellt (Ab. 15a), die Gelegenheit gibt, die Nahrungspartikelchen in die Mundöffnung hineinzuwirbeln (Abb. 15. Cyclidium, Blepharisma, Paruroleptus). Nun kann aber ein Hindernis auch in der Weise eingestellt werden, dass sich nicht eine Membran hervorhebt, sondern auf der anderen (linken) Seite eine Vertiefung entsteht, die dann Gelegenheit bietet, die gegenseitige Lippe als Anprallfläche wirken zu lassen. Dementsprechend ist an *Colpidium colpoda* rechts am Munde eine lange tiefe Mulde mit kurzen Cilien entstanden, durch die die rechtsständige Segelmembran

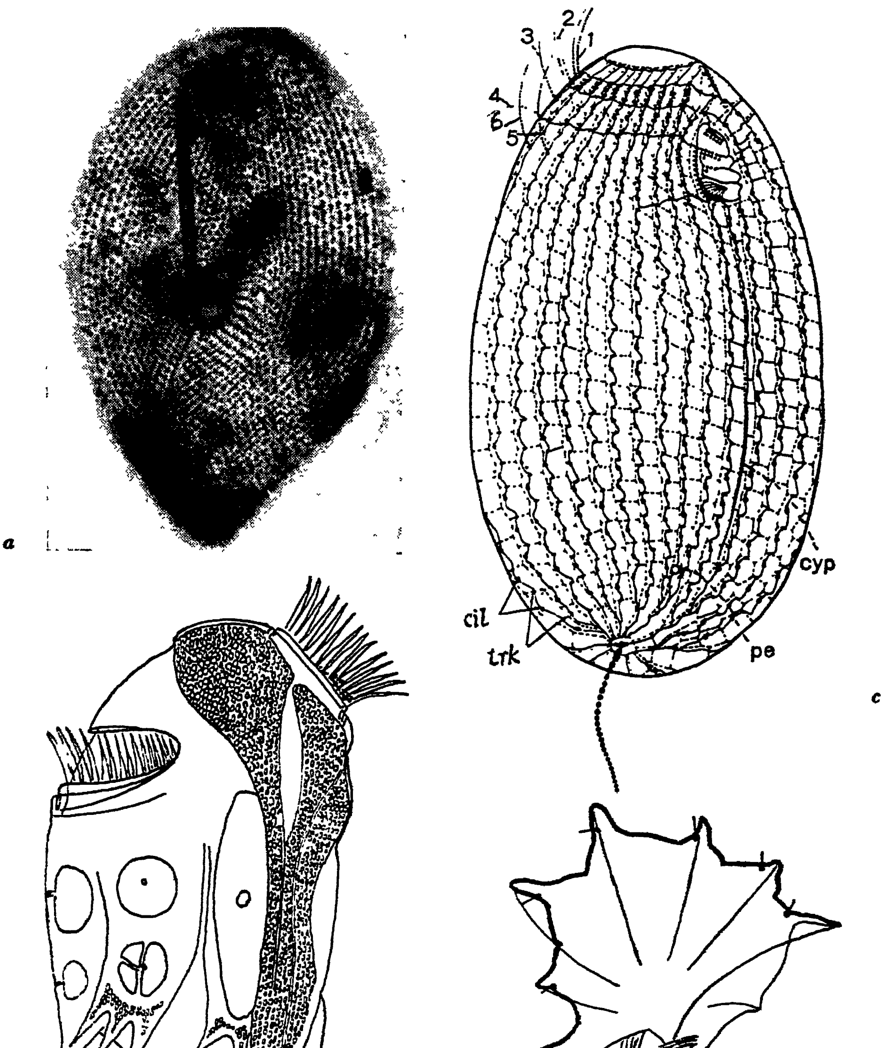






*Abb. 16.* Ersatz der Trichocysten und Stützfasern durch dicke Pellicula, *a)* und *c)* das polygonale Stützfasernsysten von weichen Ciliaten (*a*) Paramecium und *c)* Loxocephalus und die Längsneuroneme: Körnerfaden. In den vierfünfeckigen Feldchen sitzen die Cilien (bezeichnet durch die püppchenförmigen Basalkörper in c: *cil)* und im Querbalken die Trichocysten (in c: *trk)*, indem vor jede Cilie je eine Trychocyste gelagert ist, in c 1—6 die vordersten sechs Cilienreihen (Reihe 4 ist cilienfrei), *pe* Porus excretorius, *cyp* Cytopyge. Im Euplotes *(b)* und Ophryoscolex *(d)*-beide mit dicker Pellicula- sind weder Stützfasern noch Trychocysten vorhanden.

anderer Colpidien hier zum Schwund gebracht wurde. Bei Paramecien wurde der Mundtrichter samt Membranellen eingesenkt und die Segelmembran kommt als Anprallfläche nicht mehr in Betracht: sie findet aber dadurch eine Vertretung, dass linksständig die Mulde entstanden ist und infolgedessen die rechte Mundlippe zur Anprallfläche wurde (Abb. 10a, 14b.).

Ein weiteres Beispiel: Sessile Lebewesen erzeugen gewöhnlich einen Stiel aus organischem oder anorganischem Material, um ihre Nahrung auch vom Substrat entfernt erreichen zu können: durch die Stiellänge wird das Jagdfeld erweitert; hierfür sind die Peritrichen die besten Beispiele. Wenn nun der Stiel wegfällt, wie bei Paravorticella oder Ophrydium, so wird oft statt dessen der Körper selbst verlängert, bei Paravorticella hinten, bei Ophrydium — wie auch der Name besagt — vorn, schlangenförmig.

Das schönste und zugleich deutlichste Beispiel einer gleichwertigen physiologischen Vertretung finden wir im Falle der Suctorien, wo die vielen Suctellen als äussere Körperanhänge das einzige Mund- und Schlundrohr der Ciliaten ersetzen und dadurch den Mund sogar für die Schwärmer zum Schwund bringen. Aehnlich verschwindet der Mund bei Opalina (parasitische Ophryoglena), da die Resorption durch die ganze Pellicula geübt wird.

*9. Die Vertretung der Tätigkeiten (Sewertzoff, 1931, S. 217—228).*

In diesem Falle werden gewisse Funktionen in ihrem näheren oder weiterliegenden Kreise derart ersetzt, dass das vertretende Organ nicht gleich gebaut ist und nicht genau dieselbe Tätigkeit ausübt. So werden z. B. die Füsse der Eidechsen bei den Schlangen durch den verlängerten schlängelnden Körper ersetzt oder die Hautpanzer der Uramphibien durch die Gift- und Schleimdrüsen der rezenten Formen. *Sewertzoff* beschäftigt sich ausführlich mit diesem Prinzip.

Für diesen Fall der Funktionsvertretung lassen sich bei den Elementarlebenwesen auch unter den Verteidigungsorganen klare Beispiele anführen. Als Mittel der Verteidigung sind unter den Ciliaten die Trichocysten weit verbreitet, besonders die niederen Ciliaten (Gymnostomata) sind damit reichlich ausgerüstet (s. Abb. 12b, 24). Doch fehlen diese Gebilde bei den höheren Ciliaten, so unter den Hypotrichen mit harter Pellicula und unter den Spirotrichen mit Myonemen, sowie bei den Peritrichen, die einer schnellen Abwehrbewegung fähig sind. Hier wird also die Trichocyste als aktives Verteidigungselement entweder durch eine andere, aber passive Verteidigungsmethode, nämlich durch Verdickung

und Verdichtung der Pellicula oder durch eine aktive Abwehrbewegung ersetzt. Als Beispiel hierfür zeigt uns unsere Abb. 16 oben den weichen Loxocephalus und das Paramecium mit den bekannten grossen, starken Trichocysten (in beiden Abbildungen, 16a und c, sind nur die Trichocystenkörner angeführt) und einen Euplotes (Abb. 16b) bzw. Ophryoscolex (Abb. 16d) mit der harten bekielten, bzw. mit Dornen besetzten Körperoberfläche, wo nun keine Trichocysten entwickelt sind.

*10. Die Mobilisation der Funktionen (Sewertzoff, 1931. S. 228—230).*

Dieses Prinzip bezieht sich auf Fälle, wo aus einst festgelegten, fixierten Organen bewegliche Instrumente wurden. Bekannte Beispiele: eingebaute Knochen des Gesichtsschädels werden während der Phylogenese beweglich gemacht (siehe den Fall des Quadratum).

Den schönsten Fall liefern uns hier laut Abb. 17 die sessilen Peritrichen. Hier entstand zuerst als phylogenetisch ältere Gruppe die Acontractilia mit dem festen Stiel. Daraus entwickelte sich die Gruppe der Contractilia, wo der früher steife, dichte Stiel zu einer weichen, elastischen Stielscheide wird und sich im Myonemkanal eine kontraktile Myoneme entwickelt. Hier entsteht zugleich an der Stelle des kaum organisierten Stieles ein weitgehend organisiertes Röhrensystem mit sozusagen Höchstleistung der Vervollkommnung bei einem Organsystem, wie das in Abb. 17b bei *Charchesium corymbosum* ausführlich dargestellt ist. Demgemäss zeigt unser Bild 17 *Epistylis ovum* eine Vorticellidine mit hartem Stiel im Vergleich mit Charchesium eine solche mit kontraktilem Stiel.

*11. Demobilisation einer Tätigkeit (Sewertzoff, 1931. S. 230—231)*

Hier sehen wir das Entgegengesetzte des eben vorher besprochenen (Beispiel: früher bewegliche Knochen werden durch Nähte oder Osteose ausser Bewegung gesetzt).

Für diesen Fall finden wir unter den Ciliaten nur beschränkt ganz deutliche Fälle. Da in diesem Fall das demobilisierte Organ erhalten bleiben soll, können hierher die in der Phylogenese starr gewordenen Cilien gerechnet werden, die früher Bewegungen ausführten, also die starren Cilien der adoralen Zone und der Schwanzflosse. Viel schönere Beispiele sind an den Makronten von Charchesium und Zoothamnium zu finden; hier wird eine Demobilisation in zwei Hinsichten durchgeführt: einerseits erstarrt hier das Peristomium, da die peristomalen Myoneme nicht entwickelt werden, ebenso der kurze Stiel, da Stielmyoneme nicht auftreten und auch der Cytopharynxist ausser Betrieb gesetzt, da

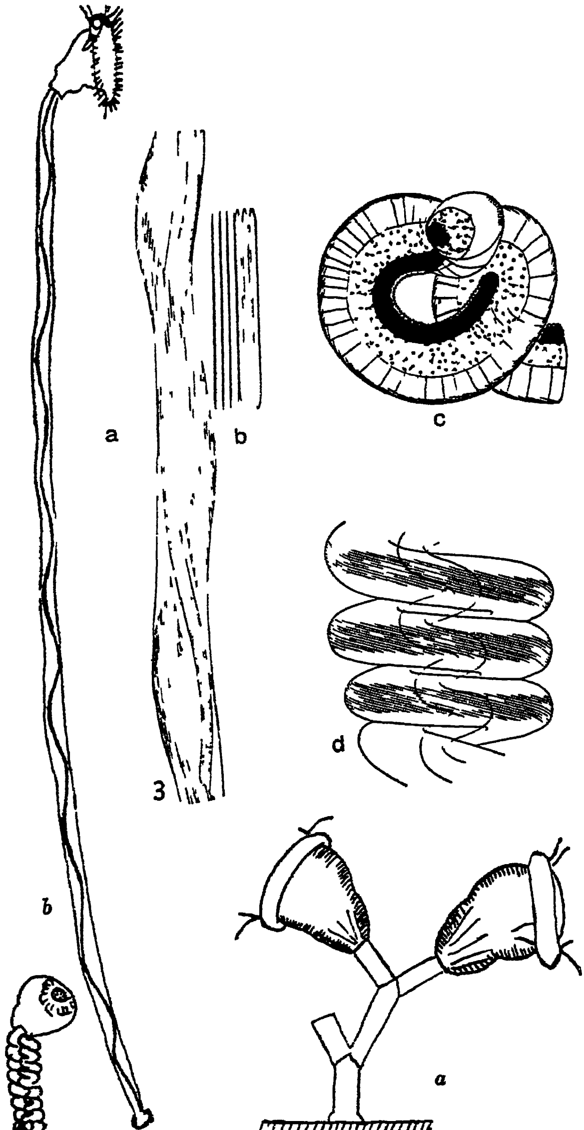



*Abb. 17.* Mobilisation des Peritrichenstieles, *a)* Acontractilia, *b)* Contractilia.

die Geschlechtsindividuen sich nicht ernähren (also eine Demobilisation in dreifacher Richtung).

Vielleicht wären auch die Müllerschen Körper der Loxodesarten als demobilisierte kontraktile Vakuolen aufzufassen, da diese Dissimilations-

stoffe, statt sie nach aussen zu entleeren, in kristallinischer Form ausscheiden und die Blasen sich eben deshalb nicht mehr kontrahieren. Ähnliche Sekretblasen sind unter den Ciliaten weit verbreitet.

### *12. Identifikation oder Similation der Tätigkeiten (Funktionsidentifizität Sewertzoff, 1931. S. 231—232)*

Beispiel: die verschiedenen Rippen des Wirbeltierkörpers werden in den Schlangen vollkommen gleichwertig, Das Prinzip bedeutet also den Wegfall eines früher differentierten Organs oder Systems in der Weise, dass der alte undifferenzierte Zustand oder demähnliches erscheint.

Für diesen Fall finden sich unter den phylogenetischen Veränderungen der Ciliaten wenige Beispiele, wohl bemerkt, dass dieses Prinzip auch innerhalb der Cellulaten wenig Verwendung findet, da es eigentlich eine retrograde (evolutionswidrige) Erscheinung ist. Wenn an Bandwürmern eine Identifikation der Proglettten dadurch entsteht, dass im Wegfall des Enteralsystems kein Grund mehr zur linearen Differentiation besteht, so ist auch bei Opalina die gleichmässige Bewimperung des ganzen Körpers und auch der Wegfall des Mundapparates als ein Beispiel der Identifikation zu bezeichnen. Eine Identifikation kann aber auch ungekehrt durch die Metamerie der Anneliden in Erscheinung treten. Derartiges entwickelt sich bei einigen Didiniida *(Didinium nasutum, -cinctum und -farei)* in der Vermehrung und Ausbreitung der Pectinellenkränze auf den ganzen Körper. — Ein ganz deutliches Beispiel sehen wir hierfür bei Marynidae, wo an den sessilen Formen rechts von der Mundöffnung ein dichter Cilienstreifen für das Hervorstrudeln der Nahrung entwickelt ist; bei *M. umbrellata* fällt aber dieser Streifen weg, das ganze Hinterfeld ist gleichmässig bewimpert, da hier kein besonderes Wimperorgan nötig ist *(Gelei* 1950.).

### *13. Teilung der Organe bzw. Tätigkeiten (Sewertzoff, 1931. S. 232.)*

Ein früher einheitliches Organ, z. B. ein Skelettstück, wird in der Phylogenese in mehrere Stücke zerteilt oder gespalten und die Teile verschieden organisiert bzw. in Betrieb gesetzt. So wird z. B. der knorpelige Visceralbogen der Knorpelfische bei Knochenfischen in drei Stücke zerlegt und die Teile abweichend organisiert.

Den schönsten Fall für dieses Prinzip in der ganzen animalischen Welt finden wir bei den Ciliaten: die Trennung des alten mononuclearen Zustandes in die beiden Kerne, in Makro-, und Mikronucleus (Abb. 18.), indem hier zugleich die somatischen und germinalen Tätigkeiten zwischen den beiden Kernen aufgeteilt werden.

Ein weiteres Beispiel können wir in der Spaltung der meridionalen Längsneuroneme bei Colpidiumarten finden, wo der eine Faden als interciliares Stück die Koordination der Cilien verwirklicht (motorische Koordination) und der andere Spaltteil die Koordinierung der Tektinausscheidung und -entleerung (sekretorische Koordination) durchführt. Das gespaltene Längsneuronem ist an Abb. 20. bei Glaucoma schön sichtbar.

Ein besonders schönes Beispiel hierfür haben wir mit *O. Sebestyén* (1932) bei Ophryoscolecidae in der Spaltung der Membranellen des Wirbel-

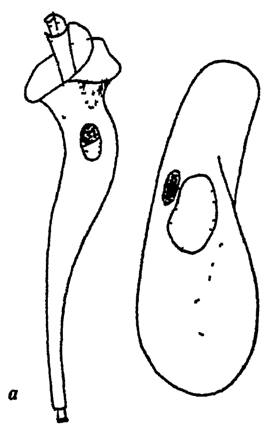



*Abb. 18.* Teilung der Organe bzw. Tatigkeiten: In Spirochona der doppelt gebaute Nucleus, der im Paramecium in Makro- und Mikronucleus (Germinal- und Somakern) geteilt ist.

organs beschrieben, wo wir dargelegt haben, dass hier eine Dreiteilung entsteht, indem die äusseren Cilien einer Membran zum Tasten, die mittleren zum Wirbeln und die inneren zum Schlucken benützt werden (s. bei *Gelei—Sebestyén*, 1932. S. 148—155).

Soweit nun *Sewertzoff* in der Auseinandersetzung der Prinzipien der Organ- und Tätigkeitsgestaltung. Er selbst bemerkt, dass seine Aufzählung nicht abgeschlossen ist und die Gestaltungsmöglichkeiten durch seine Betrachtungen nicht erschöpft sind. Er sieht mit *Plate* die Entwicklungsmöglichkeit darin begründet, dass die Zelle mit einer Pluripotenz versehen ist und im Laufe der Differenzierungen diese Potenzen verschiedentlich verstärkt (intensifiziert) oder abgeschwächt (demobilisiert) werden können. Ich will nun aber bemerken, dass — wenn nur diese quantitativen Veränderungen gegeben wären — die phylogenetische Entwicklung gerade durch diese primären Eigenschaften und Fähigkeiten der Zelle beschränkt ablaufen würde. Eine Epigenese wäre dabei sehr herabgesetzt. Schon bei Nr. 5 hat sich aber herausgestellt, dass nach

*Plate* ein Neuentstehen der Funktionen bzw. Organe gegeben ist, und eben diese epigenetischen Erscheinungen sind jene, welche eine wahre und höherstehende Entwicklung ermöglichen.

Im folgenden möchte ich nun auf einige derartige Dinge aus meinen eigenen Forschungen, Betrachtungen und Erwägungen hinweisen.

### *14. Neue Tätigkeiten, neue Organe.*

Dieses Prinzip der phylogenetischen Entwicklung ist eigentlich dem von Nr. 5, also *Plates* Funktionserweiterung der Organe, nehestehend. Der Unterschied ist aber darin gegeben, dass nach *Plate* ein schon vorhandenes Organ sich verändert, indem es eine neue, bislang nicht geübte Funktion annimmt; hier aber werden wir *neue, epigenetisch entstandene Funktionen bzw. Organe sowohl bei Viel-wie auch bei Einzellern besprechen.*

Im Vielzellerorganismus sind bis zum Gastrulastadium die Zellen einander insofern gleich, als sie die Umwelt (äussere und innere) zumindest an einem Pol berühren. Erst nach dem Gastrulastadium, in der darauffolgenden Parenchymula, tritt uns etwas neues gegenüber, da zwischen die beiden primären Embryonalanlagen Zellen einwandern, die *keine fremde Umwelt mehr haben. Das hierdurch entstehende Mesenchym ist die erste wahre, und vielleicht die grösste Erfindung der Zellulatenwelt, derzufolge nun nachher die echten entosomatischen Organe und Tätigkeiten entstehen können.* So entstand hier aus dieser dritten Embryonalanlage eine eigendienliche Muskulatur, ein Innenskelett, ein Ablagerungs- und Gefässsystem für den Stoffwechsel und vor allem ein Ausscheidungssystem (Nephridialapparat, Protonephridium) für Dissimilationsstoffe. Innenmuskulatur, Innenskelett, Gefässsystem, Nephridialsystem; vier neue Erfindungen auf einen Schlag, die alle mesenchymatisch bedingt sind, eine wahre sprunghafte Entwicklung!

Dann folgt eine andere Gruppe der Neuentwicklung. Etwas besonders neues bringt hier nämlich der Vielzeller auch durch seine mesenchymatischen interzellularen Spalten und Lücken im lockeren Mesenchym, in denen für das Leben ausserzelluläre Gebiete erobert werden: wo der interzelluläre Stoffverkehr gelöst wird, wo Fasernsysteme für die Körpergestalt, Bahnen für Zellausläufer und die verschiedensten Keimlagerstätten entstehen können (*Gelei*, 1940).

Als neue Erscheinungen sind nun in den Protozoen, besonders bei den Ciliaten, verschiedene Funktionen und Organe zu verzeichnen. Uralt ist, da sie schon bei der Amoebe vorkommt, die Verdauungsblase. Dazu gesellt sich als neues bei Trichostomata das ständige Oesophagealrohr und der Mundtrichter. (Dies geht laut Abbildung 12 und 13 aus der

Einstülpung der Pellicula hervor.) Neu ist das lokalgebundene Exkretionssystem mit den Radialkanälen und dem Porus excretorius (Abb. 6 u. 7). Neu sind ferner die elastischen Tonofibrillen, die Neuroneme (Abb. 20). die die Funktionen koordinieren, und im Gebiete der Sekretion die Trichocysten als verbreitete Schutzelemente und die Drüsengegend des Cytopharynx. Das Oesophagealrohr ist eigentlich nur gestaltlich neu, da es nichts anderes ist, als die lokale Fortsetzung der ektoplasmatischen Pellicula und des Ektoplasmas (Abb. 12—13). Sein Vorlaufer ist, wie durch meine Versilberungsmethode klargestellt wurde, schon in der Amöbe vorhanden, indem hier die verschluckte Beute nicht einfach in das blossgelegte Entoplasma gerät, sondern beim Schlucken die ektoplasmatische Pellicula eingewölbt und vor die Beute geschoben wird (s. Abb. 11). Daher ist in den Ciliaten ein Oesophagealrohr nur hinsichtlich seiner Lokalgebundenheit neu.

Wir müssen wohl bemerken, dass die Neuprodukte der Protisten daher beschränkt sind. weil ein Protist ähnliches, wie es ein Zellulat interzellulär zu lösen vermag. nirgends leisten kann.

### *15. Assoziation der Tätigkeiten im Interesse der Harmonie*

Diese Frage überschreitet eigentlich den Rahmen einzelner Organe. wie sie bisher besprochen wurden. Den hier zu erwähnenden Funktions-

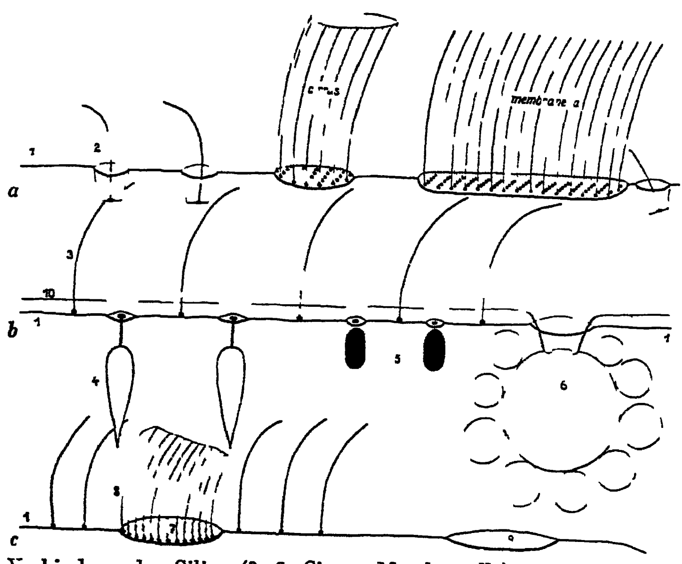
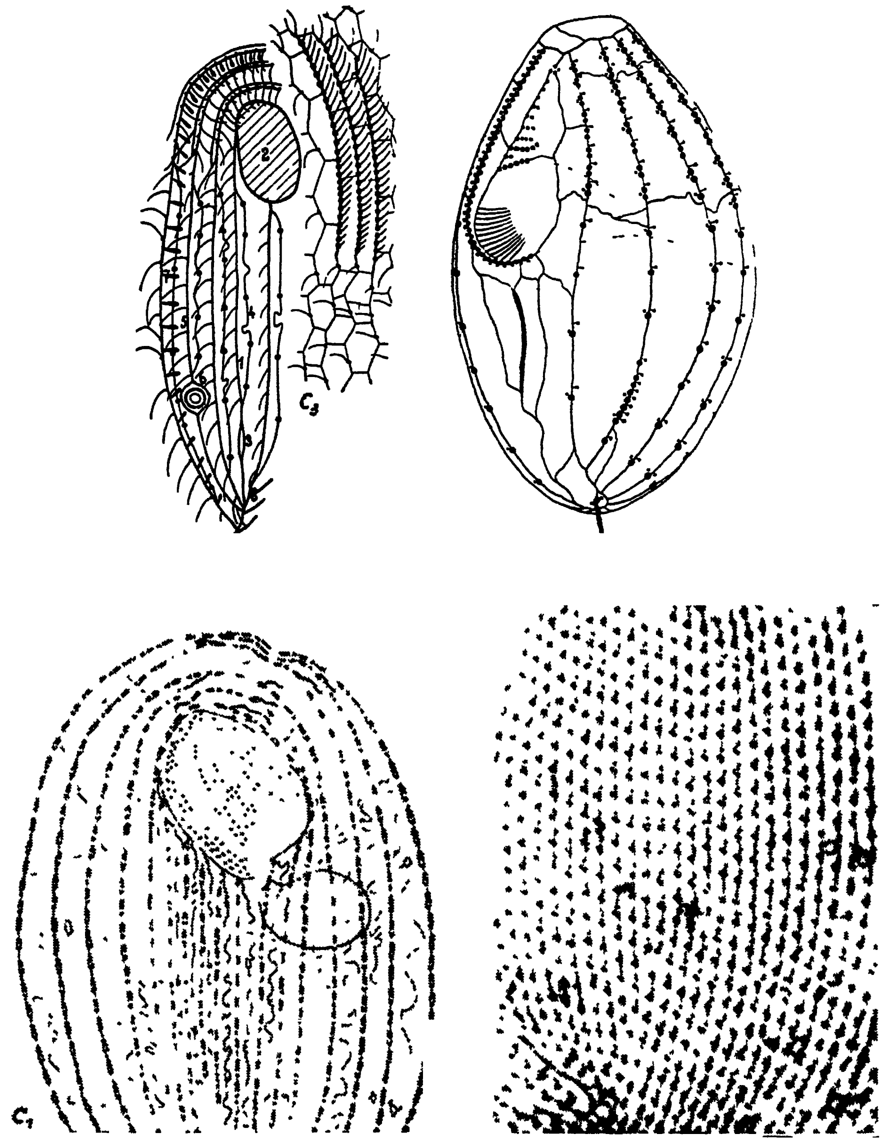



*Abb. 19.* Verbindung der Cilien (3. 8. Cirrus, Membranelle) mit anderen Gebilden, vermittelt durch die Neuroneme : 1—1, 2, Sinnesstiftchen, 4) Trichocyste, 5) Tektinkorner. 6) Pulsationsblase, 7) Mundbucht, 8) Segelmembran, 9) Afterporus, 10) Pellicula, nach Silberpräparaten.




c d

*Abb. 20.* Verbindung und Teilung der Organe. *a)* und *b)* Längsneuroneme, die die Cilien (grössere Körner) mit den Trichocysten (kleinere, bzw. beim Cyclidium glaucoma rechts seitlich stehende Körnchen) untereinander verbinden. In $c_1$ und $c_2$ bei Glaucoma Spaltung der Längsneuroneme in Cilien- und Tektinmeridiane; in $c_2$: Meridianus primus (1), der den Mund (2) mit der Cytopyge (3) verbindet und den Tektinmeridian (4) abspaltet; 5 Exkretionsmeridian mit dem Porus excretorius (6), 7 Tektinkörner, $c_3$ Verbindung der Sinnesstiftchen mit den Cilien durch die Neuroneme bei Prorodon. *d)* Längneuroneme von Par. caudatum in Verbindung mit Basalkörnern und. Trichocysten.

assoziationen sind nämlich die phyletischen Korrelationen und Koordinationen zuzurechnen, die eigentlich den ganzen Organismus betreffen. Ich kam aber während meiner Betrachtungen und Prüfungen über die Protistenorganisation zu der Ansicht, dass diese Frage nicht nur mit Rücksicht auf das System als Ganzes zu analysieren sei, sondern auch mit Rücksicht auf die einzelnen Elemente (wovon hier eigentlich überall die Rede war), da die Koordinationen und Subordinationen auch die einzelnen Organe bzw. Funktionen betreffen und auf dieselben vervollkommnend oder vereinfachend einwirken. Für uns lautet also die Frage: inwiefern verändert sich ein Organ und seine Funktion, wenn es zwangsmässig mit anderen Organen (im Gefüge des Ganzen) in Verbindung tritt. Diese Kollaboration wird in Abb. 19 und 20 in verschiedenen Richtungen dargestellt.

Hier müssen wir nochmals auf die Cilien der Ciliaten zurückgreifen. Die benachbarten Cilien werden einmal untereinander, Schritt für Schritt in eine Koordinationseinheit durch die Neuroneme verbunden. Diese Verbindungslinien bzw. -Fäden verlaufen entlang des Tieres meridional (Abb. 20a—c[2]). Derartige basale Verbindungen der Cilien sind uns aber auch unter den Cellulaten bekannt (*Gelei* 1935 Turbellarien). Nicht bekannt ist dagegen, dass eine Cellulatencilie mit anderen Zellelementen in Verbindung stände, wogegen bei vielen Ciliaten jede Cilie mit Abwehr- und Angriffselementen, wie die Trichocysten, in koordinativer Verbindung steht (Abb. 20). Ausserdem treten die Cilien mit den Tektinporen, mit Exkretionsporen (mittlerer Teil in Abb. 20a, b, d), mit dem Afterporus und der Mundöffnung in direkte Verbindung. Aus alle diesem folgt, dass die Cilienbewegung nicht nur im ganzen Cilienkleid koordiniert verläuft, sondern dass auch die Tätigkeiten der erwähnten Poren und Öffnungen in Korrelation mit der Cilienbewegung (insbesondere mit der nächsten Umgebung) stehen. Folge dieser vielseitigen Verbindungen zwischen Cilien einerseits und anderen Organellen andererseits ist nun, dass selbst die Ciliatencilie höher organisiert ist als die der Cellulaten. Sie ist an ihrem Basalteil neben dem Basalkorn mit einem Ring und einem Nebenkorn ausgerüstet (*J. Gelei*, 1932) und eine Höchstorganisation von Cilienkomplexen erfolgt für die Mundmembranellen aus ihrer Verbindung mit dem Ernährungsorgan, besonders im Falle des Wirbelorgans (*Gelei*, 1926).

Ferner ist selbst das Basalkorn höher entwickelt, indem es nicht nur die Cilie hervorsprossen lässt und nicht nur für sie als kinetisches Zentrum weiterfunktioniert, sondern es kann auch ein Organisator für den Porus excretorius, für die Mundmembranellen und die Neuroneme

der Mundbucht (*Gelei*, 1936) sein, spielt also eine hervorragende Rolle gerade infolge seiner vielseitigen neuronematischen Verbindungen.

Uns erinnern diese klaren Tatsachen lebhaft an die Vervollkommnung des Nervensystems der Cellulaten, wo — je vielseitiger die Assoziation der verschiedenen Organe und ihrer Zentren miteinander entwickelt sind und je mehr organisatorisch das Nervensystem auf die Gestaltung des Ganzen einwirkt — auch das Nervensystem selbst oder sein Oberzentrum : das Hirnganglion um so höher steht.

### *16. Die Vereinigung der Funktionen bzw. Organe*

Im Laufe meiner Untersuchungen an Einzellern stellte ich fest. dass sich für eine Vereinigung der Funktionen viel eher Beispiele finden lassen, als für deren Trennung. Inzwischen fand ich, dass dieses Prinzip in der Welt der Vielzeller ebenso zur Geltung kommt wie bei den Einzellern und zwar vor allem in der Vereinigung der Ausführungsgänge bzw. -röhren : in der Para- und Syntrematose (*Gelei*, 1950).

Zum Wesen der Frage gehört im allgemeinen auch, das Verhältnis der Öffnungen und Entleerungsspalten des tierischen Organismus zu ihrer Umwelt zu prüfen. Hier muss mit der grundlegenden Feststellung begonnen werden, dass nämlich durch die Öffnungen des Organismus entweder die Umgebung in den Körper eindringt, wenn er Gebrauch davon macht, oder umgekehrt, Stoffe aus dem Körper an die Umgebung abgegeben bzw. entfernt werden. Die Aufnahmeöffnungen und -organe befinden sich immer dort, wo der sich bewegende Körper zuerst mit der Umgebung zusammentrifft, also *vorn*, während die Abgabeöffnungen gewöhnlich dort entstehen, wohin die abzugebenden Stoffe im Körper während der Bewegung des Tieres infolge ihres Trägheitsmomentes gleiten, also *hinten*. Dieser These entsprechend entstanden vorne die Mund-, Riech- und Atmungsöffnung, hinten dagegen die Entleerungsöffnungen : After, Cytopyge, Genital- und Ausscheidungsöffnung, sowie der Spimporus der Arancidae und manchmal die Stinkdrüsenöffnung.

Demgegenüber besitzt aber bekanntlich das niederste Metazoon nur eine einzige Öffnung, den Blastoporus, der sowohl zur Nahrungsaufnahme, wie auch zur Abgabe der unverdaulichen Schlacken dient, also orale und anale Öffnung in einem darstellt und sogar auch Abgabestelle für die in den Darm gelangten Exkrete ist. Und von den Sciphomedusen aufwärts werden weiterhin auch die weiblichen Keimelemente und die Nachkommen durch den Blastoporus entfernt. Nun fragt sich, nach welchem Gesichtspunkt die Lage dieses einzigen Porus bestimmt ist. Er liegt unten und das alles ist um so leichter möglich, als die Cölenteraten

strahlenförmig gebaut sind, sich langsam bewegen und so die Dynamik bei der Verschiebung der Poren auch keine Rolle spielt und die phylogenetische Gastrulation auch heute unbeeinflusst zur Geltung kommt.

Wir stehen jetzt vor der Frage: wenn ein einziger Körperteil der höchststehenden Cölenteraten viererlei Funktionen ausübt, ob dann in der nächstfolgenden phylogenetischen Stufe, welche die mesenchymatischen Turbellarien vertreten, von einer langsamen Sonderung der vier Funktionen, d. h. von einer Differenzierung der Öffnungen in vier Richtungen oder, ob umgekehrt, von einer unabhängigen Entwicklung der vier verschiedenen Funktionen dienenden Organe die Rede ist. Wir können vorausschicken, dass die letztere Möglichkeit verwirklicht wird.

Betrachten wir nun zunächst den Blastoporus, so folgt aus der primären zweifachen Aufgabe — gleichzeitig Nahrungsaufnahme und Abgabeöffnung—, dass sich aus ihm sowohl eine Mundöffnung (Protostomata) wie auch eine Afteröffnung (Deuterostomata) entwickeln kann. Es ist ganz natürlich, dass zu Deuterostomata ein ganz geringer Teil der Tierwelt wird, war doch zur Zeit der Entwicklung des Gastrulazustandes der phylogenetische Hauptgrund, für die Nahrungseinverleibung ein Coelenteron zu schaffen. Es ist ganz interessant, dass diese zweifache Rolle der Gastrulaöffnung infolge der Prädominanz der einen schon in den Turbellarien (Aprocta) die Lagerung der Mundöffnung beeinflussen kann. Die primitiven Poly- und Tricladen zeigen, dass die vom Cölenteratenzustand vererbte Lage der Mundöffnung die Mitte des Ventralfeldes ist. Demgegenüber finden wir bei den einfachen Rhabdocoeliden die Mundöffnung in apikaler Vorderlage, wie bei Dalyelliden (s. Abb. 21a das ist der Fall der späteren Protostomata) und bei Opisthostomen und Olisthanelliden in Hinterlage (s. Abb. 21b), (das ist der Urfall der Deuterostomata), indem bei Dalyelliden der Aufnahme-, bei Olisthonelliden der Abgabedienst prädominiert.

Wir haben aber nicht nur eine Erklärung für diese gegensätzliche Lagerung der Mundöffnung zu geben, sondern sollen womöglich auch deren Ursache aufdecken!

Von jenen Turbellarien, deren Mund am vorderen Körperende liegt, wissen wir, dass sie einerseits den niedrigsten Arten angehören und andrerseits, dass sie den mit ihrer ganzen Körperoberfläche bewirkten Wasserstrom dazu benützen, die ihnen vor die Nase getriebene Nahrung durch plötzliches Dehnen ihres Cytopharynx einzusaugen. Hierher gehören die einfachen Stenostomen, Mikro- und Makrostomen, Dalyelliden usw. als *Schlucker*. Im Laufe der Entwicklung gehen aber die höherstehenden Rhabdocoeliden zur räuberischen Lebensweise über und, da ihnen hierfür kein

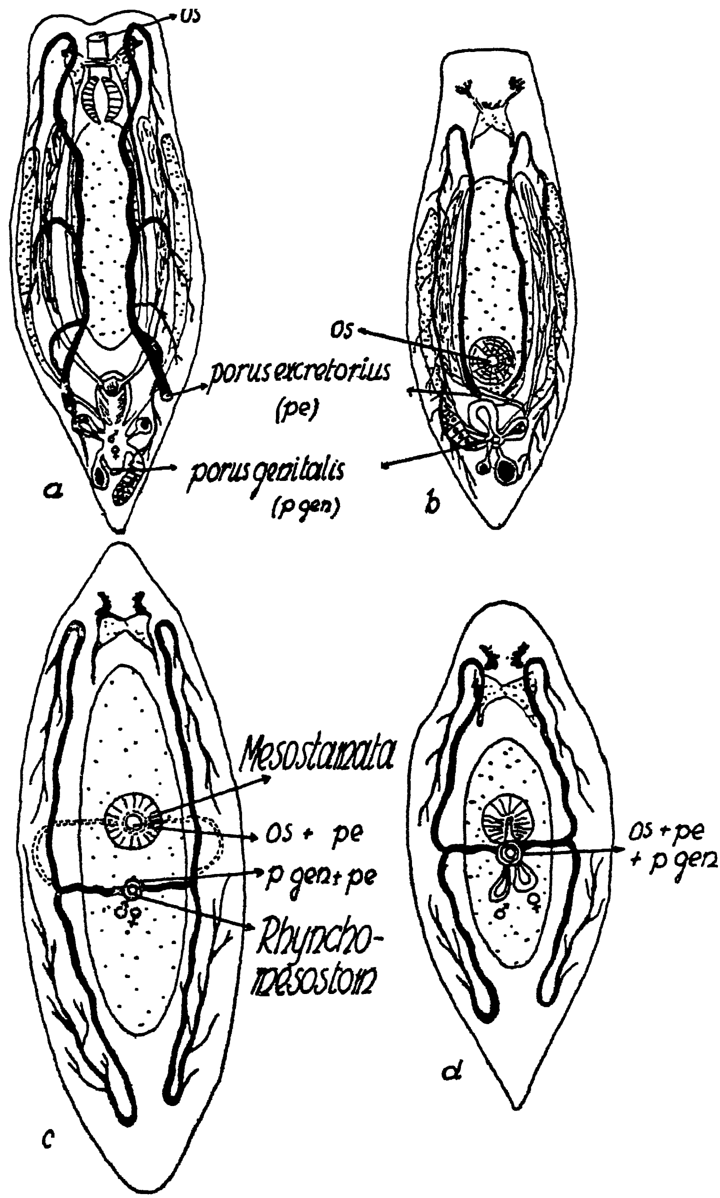



*Abb. 21.* Das Verhältnis der Körperporen zueinander und zur Umwelt bei Rhabdocoelen, Turbellarien, *a* eine Dalyellida, *b* eine Olisthanella, *c* ein Rhynchomesostoma *d* Bothromesostoma.

Fanggerät oder Rauborgan zur Verfügung steht, entwaffnen sie die Beute, indem sie sie mit ihrem breiten Vorderkörper ersteigen und mit dem Schleim ihrer Bauchseite festhalten. Wenn also infolge Fehlens besonderer Organe der vordere Körperteil zum Entwaffnen und Fassen der Nahrung dient, so ist es selbstverständlich, dass die Mundöffnung durch den Vorderkörper nach hinten verlegt wird.

Bei den langen Tieren ist zum Ergreifen der Beute der vordere Körperteil ausreichend und die Mundöffnung zieht sich so nur bis zur Bauchmitte zurück (Mesostomaten, Polycladiden, Planarien), wogegen die Tiere mit kleinem Körper eine genügend grosse Fangoberfläche nur dadurch erlangen können, dass sie ihre Mundöffnung fast bis zum Hintersten Körpergebiet zurückschieben.

Genital- und Ausscheidungsorgane sind von den Turbellarien aufwärts mesenchymatisch-mesoblastischer Abstammung. Bei der Entstehung des gesonderten Ausscheidungsorgans ist überhaupt das Vorhandensein eines Mesenchyms die erste Vorbedingung. Und die Folge dieser Sonderabstammung ist, dass bei den niederen Turbellarien die Entleerungsöffnungen der neuen Exkretionsorgane in keinerlei Verbindung mit dem Urmund stehen. Die an das Körpervorderende gelangte Mundöffnung steht in Zusammenhang mit der proportionalen Verteilung der Poren des Körpers, wie dies aus dem Bilde einer Dalyella deutlich zu erkennen ist, bei der die Exkretions- und Geschlechtsöffnung am hintersten Körperende einander folgen. An Tieren aber, an denen die nach hinten gelagerte Mundöffnung die Einschränkung der Poren auf ein enges Gebiet bedingt, wie wir es im Falle der Olisthonellen sehen, geraten diese nahe zueinander (Paratrematose).

Die Aus- und Einführungsporen liegen also bei niederen Turbellarien auch im Falle einer durch Zwangslage entstandenen Paratrematose: *gesondert*. Demgegenüber finden wir bei höheren Rhabdocoeliden eine Vereinigung der Pori, obwohl kein Platzmangel für diese vorhanden ist. Schon bei den hermaphroditischen Prorhynchiden geschieht es, dass das männliche Geschlechtsorgan in die Pharyngealtasche mündet und bei der Paarung der Partner seine Mundöffnung auf die Genitalöffnung des weiblichen Partners legt und — indem dasselbe weibliche Tier sich zugleich auch als männliches verhält — haftet es mit seiner eigenen Mundöffnung auf der Geschlechtsöffnung des anderen »Weibchens«, wodurch eine gekreuzte Paarung zustande kommt. In der Mesostomatengruppe dagegen vereinigt sich der Exkretionsspalt (Porus excretorius) alternativ entweder mit dem Geschlechtsporus (Rhynchomesostoma) oder mit dem Mundporus (Mesostomata). Dies ist an der beigefügten kombinativen

Abbildung (21c) zu sehen, an der der voll ausgezogene Endabschnitt des Exkretionssystems im Falle der Rhynchomesostomata in die Genitalöffnung, die gestrichelte Linie dagegen — dem Falle der Mesostomata entsprechend — in die Mundöffnung geleitet ist. Bei den Bothromesostomen endlich (Abb. 21d) entsteht vermittels einer einzigen Körperöffnung eine Mundkloake, wobei vier verschiedene Funktionen in einer einzigen Öffnung abgewickelt werden: Nahrungsaufnahme, Schlackenabgabe, Geschlechtstätigkeit (auch hier Aufnahme des Penis und Eiablage) und Entleerung der Exkrete. Es wiederholt sich also der Zustand der Zölenteraten höherer Ordnung. Dieser Fall der Syntrematose (Symbothrose) ist der dialektische Gegensatz dessen, was *Sewertzoff* in seiner »Trennung der Funktionen bzw. Organe« beschrieb.

Als Gegensatz der Syntrematose und zugleich als Beispiel des 13. Prinzips von *Sewertzoff* kann der Fall der Kloaken-Wirbeltiere angeführt werden (unter ihnen die Gruppe der Monotrematen der Säugetiere) wo die entoblastisch entstandene Harnblase und der schlieslich entoblastische Ursprung des das Keimorgan liefernden Mesoderms die Mündung des Urogenitalapparates in die Kloake verständlich macht, aus der sich später — nach dem Aufhören der Kloake — eine gesonderte Afteröffnung und eine besondere Urogenitalöffnung entwickelt (Distrematose).

Bei Kenntnis der Trennung der Funktionen ist es sehr schwer, für das Gegenteil derselben, ihre Vereinigung, eine Erklärung zu geben. Es könnte eventuell angenommen werden, dass es im Laufe der Selektion einigen Turbellarien gelungen sei, das Sparsamkeitsprinzip durch Verminderung der Poren zu verwirklichen. Doch dürfte vielleicht vielmehr darauf hingewiesen werden, dass, je mehr Poren vorhanden sind, umso mehr Infektionsmöglichkeiten gegeben sind, ausgenommen den Mundporus, dessen Eingang von den saueren Verdauungssäften geschützt wird. Es würde also scheinen, dass die Mundkloake im Laufe der Selektion dadurch entstanden und erhalten geblieben sein dürfte, dass die Desinfizierung durch den Mund auch für Genital- und Nierenporen gesichert wurde. Sowohl die Sparsamkeit als auch die Desinfektion, beide sind Nützlichkeitsprinzipien des Darwinismus.

Viel bedeutender und mit oikologischen Bedingungen besser zu erklären sind die an sessilen Lebewesen stattgehabten Porenverschiebungen und -vereinigungen.

Bei allen sessilen Lebewesen ist die Erscheinung bekannt, dass die vorderen und hinteren Poren des Körpers dicht aneinander gelangen, indem die hintere Körperhälfte in U- oder Hufeisenform nach vorn gebogen wird und so der After, wie auch die Geschlechts- und Exkretions-

öffnung neben die phylogenetisch unverändert gebliebene Mundöffnung gelangen. Dies ist an den Moostierchen (Bryozoa), Meerlilien (Crinoidea), Rankenfüsslern (Cirripedia) und sessilen Manteltierchen (Ascidien) zu

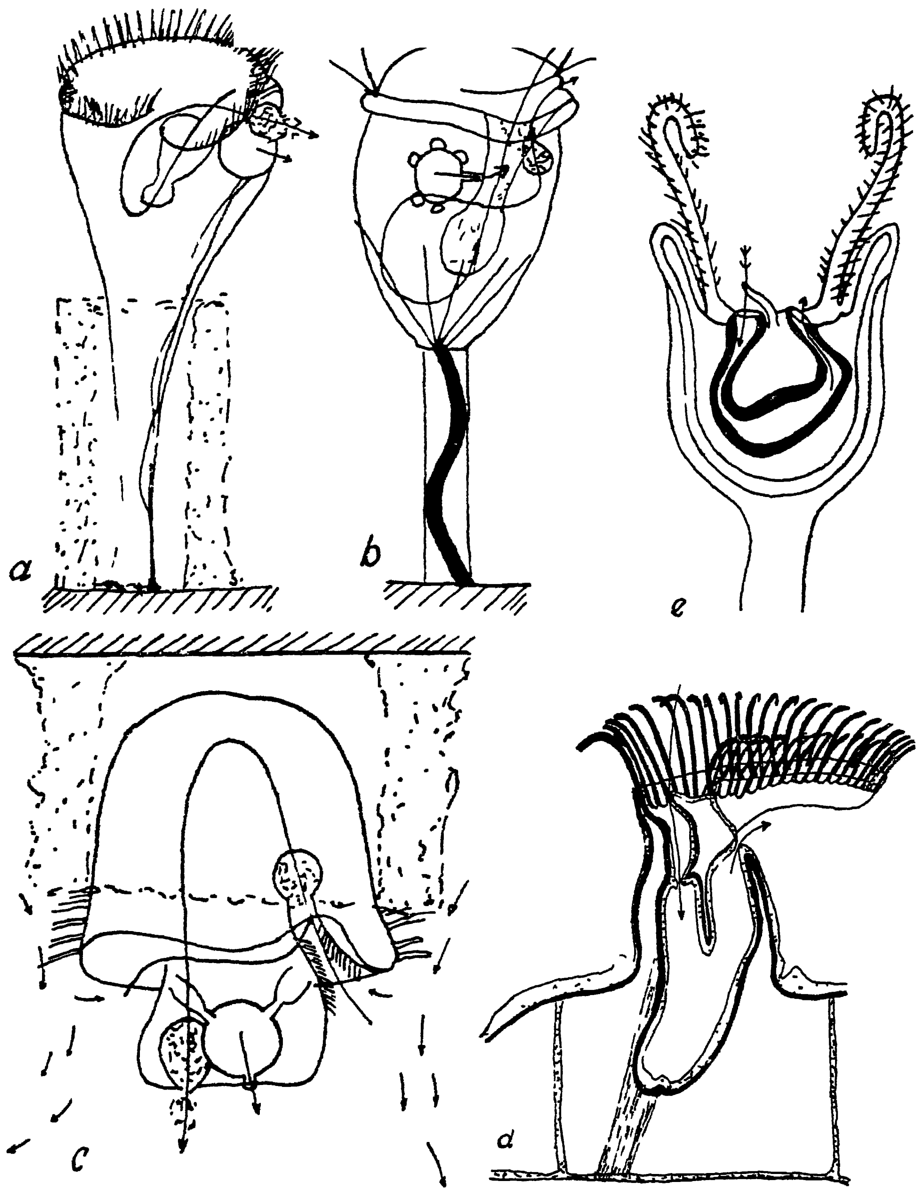



*Abb. 22.* Para- und Synthrematosis infolge sessiler Lebensweise *a)* bei Stentor, *b)* bei Peritrichen. *c)* bei Maryna, *d)* bei Plumatella und *e)* bei Pedicellina.

beobachten. Die nebenstehenden Bilder der Abb. 22 zeigen hinsichtlich der Bryozoen diese in zwei Graden zutagegetretene Zusammenwanderung (Metatrematose) und zwar in Fall 22d (bei Plumatella) jenes Beispiel, wo der After in unmittelbare Nähe des Wirbelorgans geraten ist; dies ist die Ektoproktengruppe, während in Fall 22e (bei Pedicellina) die Entoproktengruppe sichtbar ist, wo Mund und Cytopyge im Schoss des Wirbelorgans an der gleichen Stelle Platz nehmen.

Die kausale phylogenetische und ökologische Erklärung für diese Erscheinung können wir im folgenden geben: Es bedeutet für die, ihren Aufenthaltsort frei wechselnden Lebewesen kein besonderes Problem, wie sie sich ihrer Ausscheidungen entledigen sollen. Letztere verlassen als eine einfache Folge des Ortswechsels den Körper von selbst. Den ortsgebundenen Lebewesen stellt dagegen das Wegschieben ihrer Abscheidungen eine besondere Aufgabe dar. Am besten lässt sich hierfür jener Wasserstrom benützen, der dem Körper die Nahrung zuführt und im Weiterströmen die Exkrete und Geschlechtsprodukte mit sich nimmt. Zwecks Nahrungszufuhr entwickelten sich die wirbelauslösenden Arme um den Mund, und die übrigen Öffnungen, in erster Linie der Afterporus, näherten sich langsam im Laufe der Selektion dem Munde, um Fekalien, Exkremente und Geschlechtserzeugnisse mit ein- und derselben Kraftanwendung zu entfernen.

Uns interessiert nun nach der Darlegung und Vorausschickung dieser Tatsachen der Vielzeller die Frage, ob wohl die Körperteile der Einzeller und Ciliaten allgemeinen dynamischen Bedingungen entsprechend ortsgebunden (lokaldeterminiert) sind und ob bei ihnen eine Para- bzw. Syntrematose nachweisbar ist.

An den rhabdocoeliden Turbellaren sahen wir, dass ihre Mundöffnung nach hinten verschoben wird, wenn ihr Vorderkörper zu einer Fangoberfläche umgestaltet worden ist. Bezüglich der Ciliaten ist hervorzuheben, dass auch hier die Körperteile ausgesprochen dynamisch determiniert sind und zwar unter Einhaltung der Voraussetzung, dass die Ciliaten spiralförmig verlaufende Wirbelbewegungen ausführen? Die Bohrbewegung zerfällt hier in zwei Komponenten: in eine vorwärtsschreitende, axialtranslatorische und eine exzentrische, um eine Achse wirbelnde, drehende Bewegung, aus denen sich eine an einer Zylinderoberfläche verlaufende Bahn ergibt, an der die Bauchseite des Tieres stets einwärts, der Zylinderachse der Spiralwand zugewandt ist. Diese Verhältnisse sind an Abb. 23a—d in verschiedenen Fällen und Graden angeführt. Ist die Spirale steil abbfallend (Abb. 23a) und bleibt die Längsachse der Spirale während des Bohrens immer innerhalb des Protozoenkörpers, so nimmt die trans-

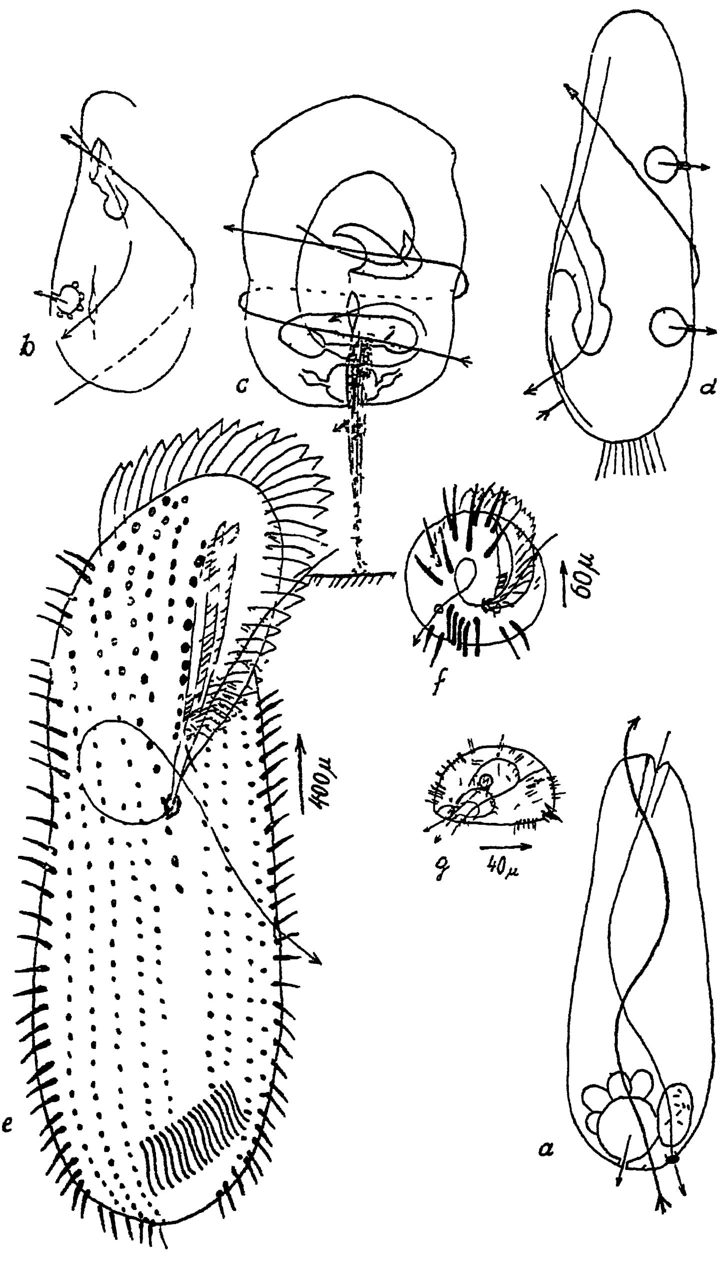



*Abb. 23.* Die Lage der Korperporen im Verhaltnis zur Korpergrosse *(e—g)* und zur besonderen Art und Weise der Bewegung, *a)* Prostomata (z. B. Prorodon), *b)* Colpidium, *c)* Urocentrum, *d)* Paramecium, *e)* Urostyla, *f)* Euplotes rotunda und *g)* Microthorax.

latorische Bewegung überhand und an dem spindelförmigen Einzeller befindet sich der Mund vorn am Körper (Gymnostomata. Protostomata). hinten terminal dagegen die Cytopyge und der Porus excretorius. — Sobald aber der Winkel des Spiralabhanges verringert wird und die spiralachse gut ausserhalb des Tierkörpers zu liegen kommt, verschiebt sich sofort die Mundöffnung vom vorderen Körperteil etwas seitwärts, wie dies beim Colpidium (Abb. 23b.) und einer ganzen Reihe ihm nahestehender Tiere der Fall ist. Hier ist als Mundöffnung jenes physiologische Vorderende anzusehen, welches der Spiralrichtung entsprechend nach vorn liegt und die Neigung des Pharyngealtrichters selbst gerade mit dem Verlauf der Spirale zusammenfällt. Die Urocentren bewegen sich kaum vorwärts (Abb. 23c) sondern üben vielmehr, sich mit Schleim verankernd, kreiselnde und wirbelnde Bewegungen aus. Auch ihr Vorderende gleicht dem Ende eines Mörserstössers, so dass bei ihnen die sehr schwach geneigte Bewegungsspirale die Mitte des Körpers streift. Dementsprechend liegt der Mund in der Körpermitte und der quergestellte Pharyngealtrichter fällt in die Bahn der schwach geneigten Spirale (ähnlich ist auch ihr wurstförmiger Kern gelagert).

Die ebenfalls in die Körpermitte oder sogar dahinter geglittene Mundöffnung der Paramecien veranlasste meinen Schüler *B. Parducz* schon zu einer anderen Erklärung.Er zieht neben der Bewegungsmechanik der Tiere hauptsächlich ihre Ernährungsphysiologie in Erwägung und begründet seine Erklärung bezüglich der Lage und des Baues des Mundes und Mundapparates mit der Art und Weise der Ernährung. Er hebt hervor, dass beim Paramecium, das sich während des freien pelagischen Lebens in Bewegung ernährt, der sonderbare Fall, dass in diesem Tier der Mund hinter der Körpermitte liegt, nur damit erklärt werden kann, dass man die Entwicklung und Lagerichtung der prästomalen Mulde als Sammel- und Verdichtungsapparat berücksichtigt. Wenn demgegenüber bei Uronema, Cyclidium und verwandten Tieren, die keine Mulde und prästomale Bewimperung besitzen, eine Segelmembran am rechten Rande des Mundes hervorragt, dann werden die Tiere sessil (halbsessil) und ernähren sich durch die Strudelbewegung des enorm angewachsenen paroralen Segels. Damit diese Sammelmulde überhaupt einen Zweck zu erfüllen vermöge, ist dafür eine gewisse minimale Grösse erforderlich und dieses unerlässliche Grössenminimum ist jener Faktor, der die Mundöffnung nach rückwärts, in die Körpermitte, verschob. *(Párducz*, 1935. 1935—36, 1936.)

Der gleichen Erscheinung begegnen wir bei Tieren mit Wirbelbewegungen, bei denen das Wirbelorgan den Nahrungssammelapparat

darstellt. An den grössten Exemplaren, den 400 $\mu$ langen Urostylen (Abb. 23e), sehen wir, dass das Wirbelorgan ganz vorn am Körpervorderende liegt, sein Endtrichter bildet die Mundöffnung, weit hinten findet sich die Cytopyge. An einem von mir entdeckten Euplotes (23f) fiel mir auf, dass sein Wirbelorgan sich ganz nach hinten, auf die hintere Körpergegend erstreckt, wo sich seine Mundöffnung und in unmittelbarer Nähe derselben seine Cytopyge befindet. Die Körperlänge dieses Tieres beträgt aber nur 60$\mu$ und, da das Wirbelorgan ein festgesetztes funktionales Minimum hat, vermochte es sein Wirbelorgan nicht seinem kurzen Körper entsprechend zu verkleinern, so dass seine Mundöffnung nach hinten, in die unmittelbare Nähe der Cytopyge verschoben wurde (Metatrematose).

Einer noch auffallenderen Meta- bzw. Syntrematose begegnen wir bei dem 40 $\mu$ langen Mikrothorax (Abb. 23g). DieseTiere bewegen sich an ihrer rechten Seite in einem kleinen Kreise und, mit ihren Doppelcilien den Grund aufwühlend, wirbeln und sammeln sie die Nahrung in ihre Mundöffnung. Die kleine Körperoberfläche vermag der Ernährung nur Genüge zu tun, wenn sie zur Gänze in den Dienst der Nahrungssammlung gestellt wird, deshalb wurde ihre Mundöffnung ganz an das hintere Körperende gedrängt (Opisthostomiasis). Die Cytopyge befindet sich am unteren Lippenrand und — was am auffallendsten ist — die Pulsationsblase wird in den Pharyngealtrichter entleert. Offensichtlich ist, dass der Cytopharynx auf dem Wege der Phylogenese nicht von vorne irgendwoher den Porus excretorius mit sich geschleppt hat, sondern dass der Mund durch die Wirbelarbeit nach hinten, und auch dort nach rechts gelangte und dass der Mund jener vorangehende Teil war, der die kleine Entleerungsöffnung der Pulsationsblase in den Pharyngealtrichter stülpte.

Den stärksten und auffallendsten ökologischen Einfluss auf die Anordnung der Öffnungen beobachten wir auch unter den Einzellern in Verbindung mit der sessilen Lebensweise (s. Abb. 22a—c). Unter den Protozoen ist vor allem den Stentoren, Peritrichen und Maryniden besondere Aufmerksamkeit zu widmen. Die Stentoren (Abb. 22a) sind halbsessile Lebewesen, die sich zeitweise auch frei bewegen und hierfür an ihrer ganzen Körperoberfläche mit Cilien besetzt sind. In ihrem selbsterbauten Schleimtrichter haben sie sich mit ihrem Hinterende verankert, während ihr Mund in Vorderlage verblieben ist, nur mit der geringen Abweichung, dass infolge des Wohnens in einem Trichter die Mundöffnung mehr in Vorderlage verschoben ist, wie wir dies auch an anderen Spirotrichen sehen. Die sessile Lebensweise hatte aber auffallendere Folgen für die Lage der Cytopyge und der Pulsationsblase, denn diese gelangten neben

die Mundöffnung, aber ausserhalb des Wirbelorgans. So entsprechen sie oikobiologisch der ektoprokten Gruppe der Bryozoen. Über viel mehr berichten uns die ständig sessilen und nur am Wirbelorgan bewimperten Peritrichen, bei denen nämlich ein an die Bothromesostomen erinnernder, vollkommener Mundkloaken-Zustand und somit eine wirkliche Syntrematose in Erscheinung getreten ist, da sowohl die Pulsationsblase als auch die Cytopyge in den Cytopharynx mündet, d. h. auch hier wird alles Unbrauchbare durch die einzige Aufnahmeöffnung aus dem Organismus entfernt. Auch das ökologische Grundprinzip, dass sich nämlich nur ein einziger Wasserstrom dem Körper nähert und zwar derjenige, der die Nahrung mit sich bringt und gleichzeitig auch die Abscheidungen vom Körper fortführt, kommt hier am klarsten zum Ausdruck, denn die Körperoberfläche ist nicht bewimpert, sondern es funktioniert ausschliesslich ein periorales Wirbelorgan. (s. Abb 22a, b.)

Bei den Turbellarien sahen wir jenen Fall der Meta- bzw. Syntrematose, in dem die Mundöffnung sich dem hinteren Körperende näherte (s. Abb. 21b). Gleiches fand ich auch bei den am ganzen Körper cilienbesetzten Einzellern, den Maryniden (Abb. 22c), weshalb ich dann im Laufe meiner Untersuchungen den Begriff »Syntrematose« prägte, wovon auch mein am 2. Nov. 1949 an der Sitzung der Limnologischen Gesellschaft gehaltener Vortrag Zeugnis ablegt. Bei den Maryniden handelt es sich nämlich darum, dass die Tierchen, mit ihrem vorderen Körperende in der gallertartigen Röhre steckend, das hintere Körperende aus dem Rohre herausheben, d. h. hier befindet sich hinten, an der richtigen Stelle, die Cytopyge, der Porus excretorius, sowie ferner ein steifer Steuerschwanz. Es ist also allein die Mundöffnung jenes Organ, welches hier hinsichtlich seiner Lage eine Ausnahme bildet, indem es nach hinten gewandert ist und gemeinsam mit ihm der Cytopharynx — der normalen Richtung entgegengesetz — von hinten nach vorne neigt. Dass wir hier den aus dem Röhrchen hervorstehenden Körperteil richtig als den hinteren bezeichnen, beweist auch die biologische Erscheinung, dass die von diesem Einzeller verursachte Wasserströmung von dem Basalende des Rohres aus, also vom vorderen zum hinteren Körperende des Tieres, d. h. einwärts, dem Wasserraum zu, bewegt wird. Bei allen rohrbewohnenden Protozoen, die sich mit ihrem Hinterende in das Röhrchen stecken, ist dieser Wasserstrom umgekehrt, dem Substrat zugewandt.

Zusammenfassend lässt sich das 14. Prinzip, die Vereinigung der Funktionen und ihrer Organe folgendermassen charakterisieren: Die uneingeschränkte translatorische Bewegung, das Freischwimmen oder Gleiten auf dem Grunde, bewirkt eine polare Anordnung der Körper-

öffnungen. Vorn befinden sich die zur Stoffaufnahme, hinten die zur Materialabgabe dienenden Öffnungen. Dabei bewirken die beschränkten oder mit besonderer Nahrungsaufnahme verknüpften Bewegungen das Nebeneinandergeraten der ursprünglich entgegengesetzt gelagerten Poren (Paratrematose) oder gar deren Vereinigung (Syntrematose). Wird das Tier mit seinem hinteren Körperende fixiert, dann bleibt der Mund an seinem phylogenetisch früheren Platz und neben ihn, bzw. in ihn hinein wandern der Afterporus und die Öffnung des urogenitalen Kanals bzw. Porus excretorius. Wird das Tier mit seiner vorderen Körperhälfte fixiert, so bleiben Cytopyge und Porus excretorius an ihrem ursprünglichen Platz und neben diese wandert der Mund. Betätigt sich der Vorderteil des Tieres mit Ergreifen und Sammeln der Nahrung, so verschiebt sich der Mund hinter den sammelnden Abschnitt oder wird dort gebildet und die so nebeneinander geratenen Öffnungen können sich aus endogenen Gründen miteinander vereinigen (vollkommene Syntrematose der Bothromesostomen).

### *17. Dissoziation von Organen und Tätigkeiten*

Bei dem bisher Auseinandergesetzten konnten wir in jedem Falle zu einer positiven Erscheinung auch die negative finden. Nun haben wir in den beiden vorhergehenden Kapiteln, statt ursprünglich getrennter Elemente Organ- und Funktionskoppelungen gesehen. Auch derartige, einst gekoppelte Funktionen können nachträglich voneinander wieder gelöst werden und so gelangen wir zu dem Prinzip der Trennung (nicht Spaltung!) der Organe bzw. Funktionen.

*Sewertzoff* schliesst die Typen bzw. Prinzipien der Organumwandlungen mit der Spaltung der Funktionen (13. Prinzip), worunter die Teilung eines gewesenen Einzelorgans in verschiedene neue Teile mit nachherigen differentiellen Leistungen verstanden wird. In Kapitel 15 setzten wir die entwicklungsgeschichtliche Rolle eines Organes auseinander, die durch die Art und Weise seiner Verbindungen gesteuert wird. Hier besprechen wir aber als Gegensatz zu Typus 13 und zugleich 15 Fälle, in denen die Multifunktion schon von vorherein vorhanden war und die phylogenetische Entwicklung sich in der Trennung im Sinne der einmaligen Funktionen kundgibt.

Wir denken hier hinsichtlich der Vielzellerwelt vor allem an die Trennung der Entleerungsöffnungen, die bei den Wirbeltieren ursprünglich in der Kloake vereint waren. Es ist dies ein altbekannter Fall: die einheitliche Öffnung der Monotremata, wie oben schon erwähnt, wird getrennt in After und Urogenitalporus, ja bei manchen Fischen sogar letzterer noch in Genital- und Nierenporus. Wir nennen solche Fälle *Distrematose*.

Derartiges finden wir unter den Einzellern dei Gymnostomata, wo in der Mundlippe Trichiten als Bewaffnungselemente zusammen mit als Schluckorgan dienenden Reusestäben stehen. Diese werden bei manchen *Legendrea- (pes pelicani) und Loxophyllum-Arten (meleagris oder verrucosum)* getrennt, indem einzelne Warzen nur Trichiten erhalten und der Mund separat an seiner Stelle steht.

Wenn wir nun sahen, dass hier die Verbindung der Tätigkeiten, dort dagegen die Trennung derselben eine Entwicklung gewährleistet, so können wir zwei Fragen aufwerfen, nämlich wie die Trennung der Vervollkommnung dient und wie diese Trennung unter den Protisten verwirklicht wird. Hierzu ist im allgemeinen folgendes zu bemerken: so wie neben der Mobilisation eine Demobilisation bestanden hat, so besteht hier einerseits eine Verbindung, ja sogar eine Vereinigung der Funktionen bzw. Organe und andererseits eine Spaltung. bzw. Trennung der Funktionen nebeneinander.

Beides kann der Vervollkommnung dienen: in der Vereinigung kollaboratives und komplikatives Vorwärtskommen, in der Spaltung und Trennung eine zahlenmässige und zugleich differentiative, autonome Vervielfältigung.

Eben deshalb werden wir hier die Bedeutung der Trennungshäutchen besprechen. Die tiefe Grundlage der Funktionstrennungen ist nämlich im Wesen der Zelle begründet. Die Zellen existieren als autonome Teile eines Organismus und ihre Autonomie wird durch das Zellhäutchen, durch das pelliculare Oberhäutchen einer jeden einzelnen Zelle (auch der Mesenchymzellen und Leukozyten) morphophysiologisch gewährleistet. Dass die Zellen differenziiert werden können und dass sie sich dazu einen eigenen Stoffwechsel sichern können, wird durch die Zellmembran gewährleistet. Dass Isolationsgewebe um und zwischen den Organen existieren, ist ebenfalls den Zellmembranen der Isolationsgewebe zu verdanken. Dass sich ein jeder Organismus von der Umgebung isolieren kann und sich dadurch eine gewisse Eigenentwicklung sichert, auch das ist den besonderen Zellmembranen der Oberhaut zu verdanken.

Bei dieser grossen Bedeutung der Isolationen nun müssen wir die Frage aufwerfen, ob innerhalb der elementaren Lebewesen Isolationen möglich sind und ob die Isolationen auch hier zur Autonomie der Teile und damit zu einer höheren Entwicklung innerer protoplasmatischer Differentierungen führen? Um diese Frage zu beantworten, müssen wir auch innerhalb eines Protisten nach Isolationsmembranen suchen, die eine ähnliche Aufgabe lösen können wie die Zellmembran des Metazoons.

Eine Trennung der Funktionen, wie wir sie oben für die Kloake sahen, ist unter den Einzellern selten zu vermerken. Nur für das separate Dasein können wir reichlich Fälle anführen. Eine wirkliche Funktionstrennung ist eventuell im Gebiete der Kontraktion insofern eingetreten, als die Kontraktion eine Ureigenschaft des unorganisierten Ektoplasmas ist, jener Körperschicht, die zugleich auch andere Funktionen ausübt. Wenn nun im Ektoplasma die kontraktilen Elemente sich von den anderen

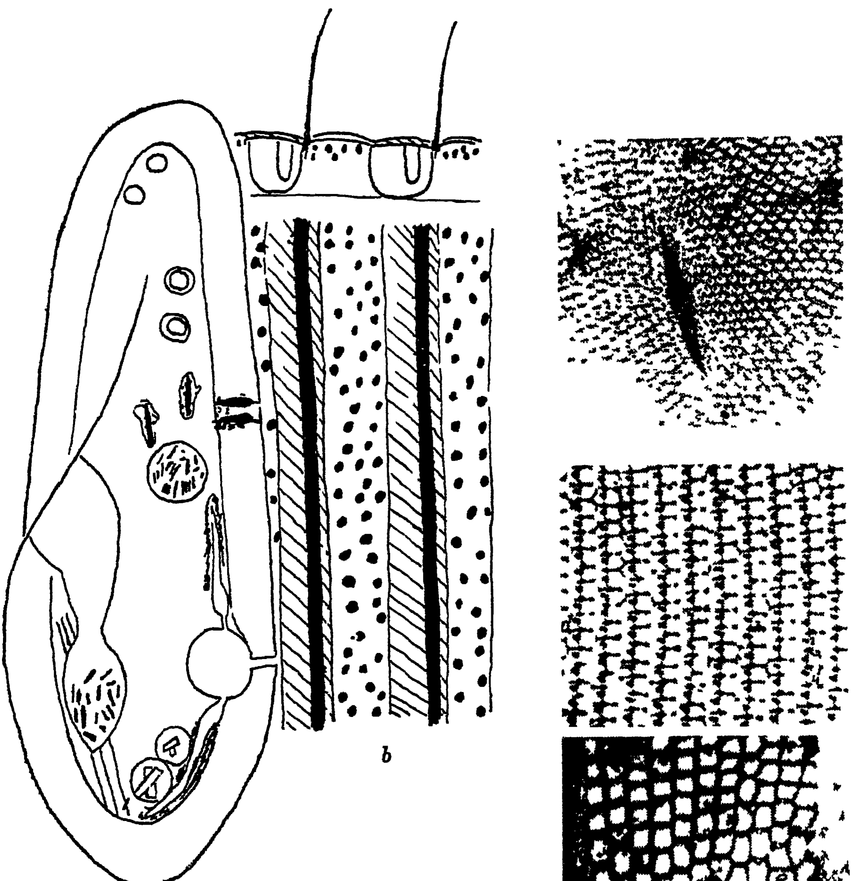



*Abb. 24.* Isolation der Differenzierungskorperchen im Protistenkörper durch Membranen: *a)* (Paramecium) um die Verdauungs-, Pulsations-, Exkret- und Wasserblasen, *b)* um den Myonem im Falle von Myonemenkanälchen, in *c)* um die Stützfasern und zwar in *d)* nur um die Stützfasern (die feinen Polygone), in *c)* nur die Hulle (daher die Durchlichtung) und in *e)* Faser mit Hulle gefarbt (daher im letzteren Falle die groben Balken mit den Löchern fur die Trichocysten). In d: 1. Dreierkorner, fur Doppelcilie und Nebenkorn, 2. Basalkorn und Nebenkorn, 3. Trichocystenkorn, 4. Basalkorn fur Balkenbildung. *a—b)* schematisch, *c—e)* photographiert nach Silberpräparaten von Paramecium caudatum.

scheiden und Myoneme entstehen, werden diese immer in eine Scheide, den sog. Myonemenkanal eingehüllt (Abb. 9e, 17b, 24b). Das Glöckchen einer Vorticelle hat in Verbindung mit der Kontraktion noch zwei weitere Funktionen auszuführen, einerseits die der antagonistischen Elastizität and andererseits die der Enrnährung. Für diese beiden sind im Glöckchen keine besonderen Vorkehrungen getroffen, indem hier beide gleichzeitig vom Körperlarma bedient werden. Im Stiel dagegen trennen sich diese drei Funktionen und dementsprechend werden drei (wie das Abb. 17 für *Charchesium* zeigt) ineinandergeschobene Häutchen gebildet: aussen für die Stütze die chitinöse Stielscheide, in eer Mitte die Thekoplasmascheide für die Ernährung und genz innen, fest an das Myonem angeschmiegt, das Myonemhäutchen; drei Funktionen; drei Trennungshäutchen.

Mit Trennungshäutchen sind ferner folgende Funktionen gesichert: Wenn wir z.B. die Verdauung betrachten (Abb. 24, a), so sehen wir, dass diese Aufgabe innerhalb einer Membran gelöst wird, indem am Ende des Oesophagealrohres eine Blase abgeschnürt wird, die während der ganzen Verdauung und Resorption beibehalten und bis zum &fterporus mitgenommen wird. Desgleichen sehen wir, dass die Exkretion ebenfalls innerhalb einer Blase, der Pulsationsvakuole, vor sich geht. Aehnlich erfahren wir, dass Exkretionskristalle, Sekretgranula, Reservestoffe und auch Wasser mit gelösten Stoffen überall durch Häutchen von ihrer Umgebung getrennt werden. Schliesslich sei bemerkt, dass an vielen Ciliaten eine ständige Entleerungsblase vor dem Afterporus (Cytopyge) steht, auch diese ist mit einer dicken Blase umgeben.

Das merkwürdigste ist nun, dass zur Selbständigkeit der Funktionen eine Scheidehaut nicht unbedingt notwendig ist, sondern dazu auch die Verschiedenheiten einzelner Protoplasmapartien ausreichend sind. So habe ich bisher zwei verschiedene Fälle gesehen, in denen mittels Membran nicht abgegrenzte Körperplasmateile sich untereinander nicht mischten. Einerseits konnte ich nämlich das Exkretionsplasma durch Versilberungsmethoden von der Umgebung scharf trennen (Abb. 2, 7b, c. 24d und 25] und andererseits von den Trichocysten feststellen, dass sie im Entoplasma in eigenen Protoplasmatröpfchen entstehen (Abb. 24a) und weiterwandern. ohne dass eine erkennbare Scheidehaut vorhanden wäre. Hier werden also die beiden Protoplasmateile von ihrer Umgebung höchstens durch ein monomolekulares Aussenhäutchen getrennt.

Wir können also feststellen, dass — wenn der Cellulatenkörper seine Zelldifferenzierungen vermittels einer Isolationsmembran (Zellhäutchen) sichern und unterstützen kann, solche Isolationsmembranen auch innerhalb der Protistenzelle nicht fehlen. Die Zelle ist also nicht die einzige

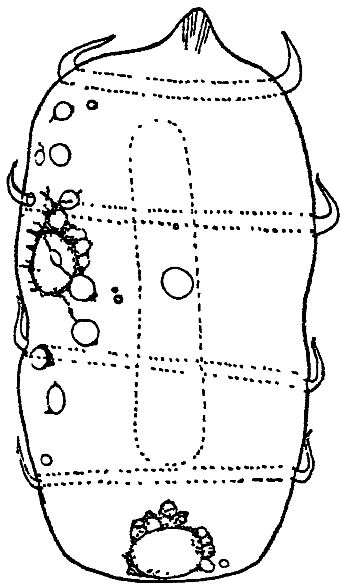






*Abb. 25.* Exkretionsplasma bei Didinium und Colpidium. Didinium in Teilung begriffen, dabei Wanderung des Exkretionsplasmas von hinten in das vordere Tochtertier.

und ausschliessliche Gestaltungsform für autonome Differentiierungen, denn derartiges leistet jeder mittels Membran abgeschlossene oder sonstwie abgesonderte Teil.

*

Zusammenfassend können wir also feststellen, dass es bei den Urtieren nicht nur phylogenetische Veränderungen gibt, sondern dass Schritt für Schritt genau die selben Typen der Veränderung verwirklicht sind wie bei den Cellulaten. Wir konnten sogar neue Prinzipien sowohl bei Viel-

als auch bei Einzellern aufdecken. Ein Unterschied ist nur insofern festzustellen, als selbstverständlich mit der Zahl der morphologisch-physiologischen Bestandteile die Veränderungsmöglichkeit zunimmt. Und die Ciliaten sind etwas arm an Ausrüstung, daher ist es mit den phylogenetischen Veränderungen bei ihnen etwas knapp bestellt: in einem flüssigen Entoplasma kann z. B. morphologisch nicht viel verändert werden, wogegen im geformten Gelplasma (Ektoplasma) reichlich Organe und schon eine Fülle von Veränderungen bestehen.

Auch stimmt dies darin, dass die Veränderungen auch hier vorwärtsschreitende sind, dass sie also irreversibel sind *(Dollos-Regel)*. Man könnte z. B. bei Opisthonecta vielleicht erwarten, dass ein jeder Peritrich, wenn er planktonter wird, zugleich zum Vorwärtsschwimmen zurückkehrt, dies geschieht bei Opisthonecta aber nicht (es gibt auch solche, z. B. Astylozoon, Hastatelle), die Tiere bleiben Rückwärtsschwimmer wie die vegetativen Schwärmer der Peritrichen.

*18. Die Reduktion der Organe (Rudimentationen, Sewertzoff, S. 237—245)*

*Sewertzoff* geht nach der Besprechung der Typen der phylogenetischen Veränderung auf eine Auseinandersetzung der Organverkümmerungen ein, die infolge einzelner Veränderungstypen wie Substitutionen, Funktionswechsel, Reduktion der Zahl der Funktionen etc. entstanden sind. Er stellt das einfache Gesetz auf: »Die Organe oder Organteile der Tiere reduzieren sich in den Fällen, in denen sie im Laufe der Evolution für ihre Besitzer nicht nüztlich bleiben *und ihre biologische Bedeutung verlieren.* Die in Reduktion begriffenen Organe bleiben eventuell lange Zeit erhalten.«

Nun dürfte es heissen, dass — wenn bei Einzellern alle Typen der Veränderungen der Vielzeller erhalten sind — auch die unnützen Nachlässe der Vergangenheit zu finden sein müssen. Aber nein! Rudimente finden sich kaum in der Einzellerwelt. Was also seine biologische Bedeutung verloren hat, das geht auch selbst bald verloren. *So leicht wie in das einfache System eines Einzellers etwas eingefügt werden kann, ebenso leicht kann es auch ausgeschaltet werden, ein verwickeltes System dagegen trägt die Zeugen seiner Evolution lange Zeit mit sich, eventuell unvergänglich, wie es z. B. die Spuren der einstigen Pferdezehen beweisen.* Eine Ausnahme bilden die Basalkörperchen, die auch dann existieren, wenn die Cilien über ihnen verloren gegangen sind.

*Ontogenie.*

Nachdem wir die Gleichheit der phylogenetischen Veränderungen bei Cellulaten und Protisten festgestellt haben, drängt sich nun die Frage

auf, wo und wann diese Veränderungen vor sich gehen. Da die Phylogenese in der Aufeinanderfolge der Ontogenese realisiert wird, wollen wir uns nun näher ansehen, was uns die Ontogenese der Protisten zeigt.

Die Cellulaten haben, wie wir das sehr genau wissen, einen wunderbar verwickelten und von Grund aus vielfältigen Individualentwicklungsgang, wobei vieles, ja beinahe alles, Schritt für Schritt neu geleistet wird. Nun sehen wir gegenüber einer wirklichen, wechselvollen Ontogenie der Cellulaten bei den Ciliaten oft kaum eine Spur einer Ontogenie: die Tiere vermehren sich in erwachsenem Zustand mit der vollständigen morphologischen Ausrüstung der Art, ja es gibt solche, die während der Teilung nicht einmal ihre Fresstätigkeit einstellen. Fast jeder Ciliat bewegt sich während der Teilung fortwährend. (Es gibt auch Fälle, wo der Teilung, so wie auch der Konjugation eine Embolie vorausgeht und dann nach der Teilung eine kurze Entwicklung folgt.) Wenn wir nun diese Grenzfälle betrachten, so zeigt sich, dass sich das Muttertier bei der Teilung einfach durchschnürt, die vorhandenen Organe entweder gespalten, also gezweiteilt werden oder sich durch Sprossung selbständig teilen und das, was darauf folgt, kaum die Grenzen einer Regeneration überschreitet. Diese Art und Weise der Vermehrung ist natürlich dem Wesen nach von der Cellulaten verschieden, denn hier handelt es sich um eine jugendliche Embryogenese durch jugendliche, undifferentiierte Geschlechtszellen, während dort eine vegetative Vermehrung alter, erwachsener Individuen stattfindet. Ob bei Ciliaten jemals Gameten mit Geschlechtsvermehrung existierten, dafür fehlen uns Beweise. Heute ist die ganze Ontogenie eigentlich grösstenteils eine Präformation, wo der Nachkomme von der Mutter — in sozialem Sinne — wirklich alles ererbt, indem er mit den Ausrüstungen des Muttertieres weiterarbeitet. In einem Paramecium wird z. B. das Muttertier in der Höhe des Mundes abgeschnürt, wobei alles an seiner alten Stelle bleibt. Es werden also »geteilt«: die beiden Kerne, das Vestibulum, die beiden Exkretionsorgane (einzeln teilen sich diese noch einmal), sämtliche Cilienreihen und Neuroneme, die Längsfäden des Stützgitters und das infraciliäre Gittersystem; Plasma und besondere Einschlüsse (Sekretkristalle, Trichocysten etc.) werden ohne besondere Veränderung durchschnürt. Neugebildet werden dabei im vorderen Tochtertier: die Membranellen des pharyngealen Abschnittes, die Cilien des Hinterkörpers, die Querbalken des Gittersystems, der Porus excretorius des Hinterkörpers. Neuroneme und Stützfäden wachsen in die Länge. Im Hinterkörpertier geschieht das entgegengesetzte: der Cytopharynx wird vom Muttertier beibehalten. Neugebildet werden am Vorderkörper die Cilien, der Porus excretorius, die Querbalken des Stützgitters, alles

andere wächst aus dem vorhanden gewesenen Material hervor. Im Falle des Colpidium verläuft die Teilung folgendermassen: das vordere Tochtertier behält unverändert den Vorderkörper, darin den ganzen Mundapparat und erhält nur zwei neue Bestandteile: den Porus excretorius und die Cytopyge. Am Hinterteil wachsen die Cilienreihen, Neuroneme und Stützbalken in die Länge aus. Im Hintertier wächst der neue Mundapparat aus der Cilienreihe Nr. 1. (Richtungsmeridian) hervor, Cytopyge und Porus excretorius werden von der Mutter ererbt. Das Exkretionsplasma bildet einen Spross nach vorn, der in das Vordertier hineinwandert. Als wirkliche Neubildung können wir hier eigentlich den Porus excretorius und den Afterporus bezeichnen, denn für die Neubildung der Cilien sollten wir als eigentliche Zeugungsquelle doch die gewesenen Basalkörper betrachten, denn neue Cilien entstehen immer durch Teilung alter Basalkörperchen. Aber auch vom Porus excretorius und vom Afterporus muss bemerkt werden, dass auch diese nicht vom Himmel herunterfallen, sondern ausschliesslich von Basalkörperchen (wahrscheinlich aus ihrer genetischen Ursache!) abschmelzen.

Wir stehen also vor dem merkwürdigen Fall, dass bei den vegetativen Teilungen der Protisten die Fragen der klassischen: genisch bedingten Vererbung kaum in Erwägung kommen, dass zur Verwirklichung und Manifestation der Genpotenzen kaum eine Gelegenheit gesichert ist, da im Organismus fast alles manifestiert bleibt, die Vererbung ist eine direkte, unmarkierte Übertragung des Gewesenen. Der Kern und die Gene sind keine besonders lebenswichtigen, keine sonderlich exzeptionellen Elemente der Teilung und beinahe nur insofern wichtig, wie eine Cilie oder ein Cytopharynx: es ist nur notwendig, dass daraus ein anderer Kern folge. Daraus wird verständlich, weshalb Ciliaten ohne Mikro- und Makronuclei weiterleben, sich teilen und konjugieren können *(Horváth* 1938*)*.

Bei beiden Tieren (Paramecium und Colpidium) wird also für den Aufbau der Tochtertiere das differenzierte Material des Muttertieres uneingeschränkt verwendet, aber auch die neuen Cilien und Mundmembranellen entstehen durch Teilung alter Basalkörperchen, also überall weitgehende Präformation. Epigenetisch entsteht nur der Porus excretorius an einem Basalkörperchen durch Einstülpung und Umänderung der Pellicula, aber auch damit ist eine gewisse Präformation verbunden, da die Stelle der Entstehung lokal festgelegt ist. Das gleiche gilt auch für die Cytopyge.

Bei einem solchen Stand der Dinge ist ganz sicher, dass die bei den Protisten besprochenen phylogenetischen Veränderungen und Neubildungen nicht als Keimesänderungen im Kern, sondern als erworbene

Eigenschaften des Cytoplasmas aufzufassen sind. Die Rolle des Kernes ist nämlich in der sichtbaren Spanne eines Individualcyklus mehr die Erhaltung des Systems und nur in ganz geringem Masse das Bedienen der Entwicklung.

*Hieraus folgt, auch dass weiter auch während der Teilung von der Phylogenese so wenig in Erscheinung tritt und in Folge dessen das Müller—Heckelsche Grundgesetz so wenig zur Geltung kommt.* Einen deutlichen Fall hierfür sehen wir in der Gruppe der Hymenostomata, wo uns ganz deutlich vor Augen tritt, dass eine ventrale Cilienreihe, die vom Mund zum Afterporus zieht, dazu berufen ist, die Mundmembranellen zu bilden. Zu diesem Zweck teilen sich die Basalkörperchen der betreffenden Cilienreihe an einem lokal beschränkten Gebiet nach links (am Bilde nach rechts) in schnellem Tempo, bis mehrere Reihen von Basalkörperchen entstehen, die sich in vier Längsgruppen trennen. Aus diesen vier Längsbändern der Basalkörper wachsen dann die Segelmembran und weiter die drei Mundmembranellen hervor. Nun liegt die Annahme ganz auf der Hand, dass sich genau so wie heute auch früher die Mundmembranellen aus diesem Cilienmeridian herausdifferenzierten, also hier das *Müller—Heckelsche* Grundgesetz zur Geltung kommt.

Zusammenfassend können wir also feststellen, dass das Leben der Ciliaten von Embryonalzuständen kaum gestört, beinahe immer in erwachsenem und betriebsfertigem Zustande von Generation zu Generation verläuft, die besprochenen Veränderungen also direkt unter Einwirkung auf den fertigen Zustand als erworbene Eigenschaften auftreten können.

### *Zusammenfassung und Besprechung einiger Fragen*

Wir haben im Laufe unserer Auseinandersetzungen zwei Dinge kennen gelernt: 1. dass der sog. Einzeller als elementares Lebewesen morphologisch und physiologisch prinzipiell alles leisten kann und mit ihm alles geschehen kann, was der Vielzeller leistet, bzw. was mit dem Vielzeller geschieht, 2. dass auch der Einzeller und seine Organe phylogenetischen Veränderungen unterworfen sind, wobei bei beiden Lebewesen-Gruppen Schritt für Schritt die gleichen Prinzipien und Typen der Veränderungen erkennbar sind. Die erörterten Veränderungen betreffen zumeist einzelne Organe, die sich von innen heraus verändern (Nr. 1—6, 10—13), und zwar verstärkt (Nr. 1, 3, 4, 5, 10.) oder abgeschwächt (Nr. 2, 6, 11, 12) werden, aber auch zwei oder mehrere Organe (7—9, 15—17), wo im Falle der Vertretungen das vorgerückte Organ verstärkt und das vertretene abgeschwächt wird, in anderen Fällen beide (13) oder mehrere Organe (15—17) verstärkt werden. In wichtigen Fällen (Nr. 5 u. 14)

entstehen ganz neue Fähigkeiten und dafür besondere Organe. Die Veränderungen gehen auch bei den Einzellern in strengster Verbindung mit der Umgebung vor sich, sie sind oikologisch bedingt (s. besonders Prinzip 16).

Auf Grund unserer Forschungsergebnisse sind wir vollkommen berechtigt, den Einzeller im Spiegeld es Vielzellers zu betrachten und zwar vor allem deshalb, weil nicht nur eine bestechende Gleichheit der phylogenetischen Veränderungen besteht, die nur eine theoretische Verwandschaft zwischen Zelle und Einzeller ermöglicht, sondern auch, weil eine ununterbrochene Kontinuität zwischen Einzeller und Zelle des Vielzellers (Urtier und Metazoonzelle) zu verzeichnen ist.

Als unumstrittene Tatsache soll uns nämlich vorschweben, dass einst jedes Metazoon an der Grundstufe seiner Evolution Einzeller war. An diesem Punkt der phylogenetischen Entwicklung erwarb sich der Elementarorganismus, das Urtier und die Urpflanze den Kern und das Centrosom als lebenswichtiges Organ. Nur ein Teil der Elementarorganismen, und zwar wahrscheinlich die tüchtigeren und lebensfähigeren, blieben diesem Evolutionsgrad treu und lösten die hohen Fragen der Evolution im Ciliatenzustand. Sie zeigten, wie das Leben mit einer prinzipiell einfachen Ausrüstung von einem Lebewesen gemeistert werden kann. Eine andere Gruppe von Urlebewesen war unfähig, auf dem Wege des Einzellerstadiums zu höherer Entwicklung zu gelangen und schlug daher den Weg es Gemeinschaftslebens oder kolonialer Assoziation ein, in dem die Nachfolger je eines Muttertieres (Mutterpflanze) in einem sozialen Verband beisammenblieben, höchstwahrscheinlich nicht aus Entschluss, sondern einfach infolge einer plötzlich eingetretenen Veränderung, einer unvollständigen Teilung (vielleicht war gerade dies ein Zeichen ihrer Lebensschwäche). Vorderhand standen in diesen Kolonien souveräne und untereinander gleiche Einzelindividuen im Verband. Bei der (agamen oder gametischen) Vermehrung zerfiel die Kolonie in ihre Einzelindividuen und jede Einzelzelle bildete den Ausgang einer neuen Kolonie oder auch umgekehrt : zuerst teilten sich sämtliche Einzellzellen der Kolonie innerhalb des. Zellgebietes in kleine Kolonien und erst darauf zerfiel die Komplexkolonie in Einzelkolonien. Nach und nach aber schlossen sich diese Einzelteile körperlich enger zusammen, die Kolonie verwandelte sich in ein Metazoon oder Metaphyton, das nicht mehr ein primäres Urlebewesen ist, sondern eine gewordene Einheit, da die einstigen Urlebewesen,. jetzt Zellen, langsam die wichtigsten Lebenserfordernisse untereinander teilten, sich einer Arbeitsdifferenzierung unterwarfen und einzelne von ihnen sogar eine führende Rolle erwarben. Die primitivste

Stufe dieser Differenzierung wird verwirklicht, indem sich für jeden Dienst gleichwertige, also weiter nicht differenzierte Somazellen und Vermehrungszellen sonderten. So ist phylogenetisch aus dem souveränen Urlebewesen die Zelle entstanden. Dass die Zelle so vieles zu leisten vermag, dass sie überhaupt als elementare Lebenseinheit des Vielzellers existieren und als solche betrachtet werden kann, ist eben die Folge ihrer Phylogenie.

Deshalb muss stark betont werden, dass es auf Grund phylogenetischer Betrachtungen ganz und gar unlogisch ist, das Urlebewesen als Einzeller aufzufassen, erstens weil das Urlebewesen früher existierte und erst später allmählich aus ihm die Zelle entstand und zweitens, weil es höher organisiert war und seine Fähigkeiten ind der Zelle nicht zugenommen haben, sondern im Gegenteil stark eingeschränkt worden sind. Selbst auch der Name »Zelle« ist unrichtig und unlogisch, da der Begriff Zelle nur eine architektonische, eine bauliche, also strukturelle Bedeutung hat und nur eine konstruktive Zusammensetzungsart bedeutet und erklärt. Ferner müssen wir aber bedenken, dass die Zelle nicht nur ein struktureller Bestandteil eines ganzen Organismus ist, sondern infolge der physiologischen Differenzierungen als bloss autonomer Teil auch bezüglich der Fähigkeiten, der »prospektiven« Bedeutung minderwertiger ist als ein Elementarorganismus. Ein Begriff, der Geteiltes und Minderwertiges ausdrückt, ist nicht auf eine Ganzheit zu übertragen.

Nun ist aber das Wort Zelle nicht mehr zu streichen und indem ich betone, dass der Begriff »Einzeller« der biologischen Betrachtung schadet, schliesse ich mich *Demoll* an, der aus diesen Gründen empfohlen hatte, die Urlebewesen als Acellulaten zu bezeichnen. Durch diese Art und Weise der Betrachtung gewinnt auch der Begriff *Zelle*, in dem wir eben aus den hohen histologischen Leistungfähigkeiten der Protisten verstehen können, weshalb wir all das, was die Zelle und die aus ihr entstandenen Organe in der Phylogenie der Cellulaten geleistet haben, als selbstverständlich auffassen. Erst hieraus wird verständlich und selbsverständlich, dass wir oben die vollständige Parallele der phylogenetischen Veränderungen feststellen konnten und mussten und an den Protisten neue Prinzipien wahrnehmen konnten, die auch an Metazoen ihre Gültigkeit hatten.

Ich möchte nun betonen, dass ich nur den Begriff »*Einzeller*«, nicht aber gleichzeitig den Begriff und Namen »*Zelle*« bekämpfe. Es gibt nämlich in der Biologie nicht nur eine Phylogenie, sondern auch eine Physiologie, nicht nur eine historische, sondern auch eine baulich-funktionelle Betrachtung. Und dabei möchte ich hervorheben, dass meine phylogenetische Betrachtung nur scheinbar die Baustein-Theorie unterstützt unp

nur scheinbar der ganzheitlichen Auffassung der Zellulaten widerspricht. Das expressiv ganzheitliche Urlebewesen setzte sich nämlich in zwei Richtungen fort und zwar einerseits in der Zelle, andererseits im ganzen Lebewesen, indem in der Zelle seine phylogenetisch vielseitigen Fähigkeiten sanken, im ganzen Organismus hingegen physiologisch anstiegen

Ich möchte meine Auseinandersetzungen mit der Feststellung schliessen, dass ein grosser Gewinn für das Leben die Assoziation der Elementarwesen in einer Kolonie und dann die im Metazoon war. Das elementare Lebewesen ist nämlich klein geblieben, da seine Organisation infolge der Zellennatur das Problem des Grössenwachstums nicht lösen konnte. Es ist auch ökologisch beschränkt geblieben: es blieb zeitlebens ein auf das Wasser beschränkter Organismus, der nie die Luft, nie das Festland zu erobern vermochte. (Es gibt eine Menge von Bodenciliaten, die aber nur dann aktiv sind, wenn sich flüssiges Wasser im Boden befindet).

Die Cellulaten hingegen konnten gross werden, da sie eben aus elementaren Lebewesen zusammengesetzt sind und da es in Bezug auf die Körpergrösse gerade auf die Zahl, auf die Quantität der zusammengetretenen bzw. beisammen gebliebenen Elemente ankommt. Die Cellulaten haben sich auch verwickelter gestaltet, da die Zellen als phylogenetisch für das Leben omnipotente Elemente in der Differenzierung sowohl quantitativ als auch qualitativ viel mehr leisten, als ein Elementarorganismus mit seinen feinen, kraftlosen Teilen erreichen kann. Mit der Zahl der Zellen und Gewebe wächst auch die Kombinationsmöglichkeit und komplikative Vervollkommnung enorm an. Die biologische Schwäche eines Elementarwesens hinsichtlich der Vielleistung zeigt sich besonders darin, dass wir unter den Ciliaten ein ideal-harmonisches Wesen nirgends finden, sondern dass die Vollkommenheiten in den Arten nur in Details hervortreten. Bewegungs- und sinnesmorphologisch haben es z. B. die Hypotrichen am weitesten gebracht, doch fehlen ihnen die Linsenaugen und die Myoneme, gerade die Höchstleistungen unter den tierischen Erfindungen. Ein Vogel oder ein Säugetier ist eben ein korrelativ und koordinativ harmonisch gebautes, vollkommenes Lebewesen, bei dem nicht nur hie und da für das Leben etwas Vollkommenes geleistet worden ist, sondern proportional an jedem Geleise der Lebenserscheinungen.

Merkwürdig ist auch, dass die Protisten eine bilaterale Symmetrie nicht erworben haben. Sie sind spiral gebaut, haben — physiologisch betrachtet — ein Bohrerformat, da sie eben Bohrbewegungen ausführen. Die bilaterale Symmetrie der einfachen Metazoen ist an eine Gleit- bzw. Kriechbewegung gebunden. Hierzu ist aber ein schwerer, also grösserer Körper erforderlich und gerade *der* fehlt bei den Protisten. Es gibt doch

genügend viele Kriechtiere und einige Gleittiere unter den Ciliaten, doch sind alle spiral : kochliooid gebaut, da zeitweise jeder Ciliat freischwimmt und während dessen als Bohrerorganismus arbeitet. Wie stark dieser Spiralbau den Ciliaten anhaftet, zeigen Fälle bei den Hypotrichen, die infolge ihrer benthalen Lebensweise als Kriechorganismen im allgemeinen der Bilateralsymmetrie am nächsten getreten sind, eine deutliche Dorsal- und Ventralseite ausgearbeitet haben und, wenn sie zur planktontischen Lebensweise zurückkehren, den schönsten Spiralbau aufweisen, wie er z. B. an dem in meinem Institut entdeckten Organismus am deutlichsten hervortritt (*Spirofilum tisiae*, *Spiretta plancticola* ist zugleich ein deutliches Beispiel für die Phasenfixation).

Sowohl dieser Spiralbau als auch andere wirkliche Unterschiede sind dem Wesen nach in dem kleinen Ausmass der Tiere begründet (kleine Turbellarien, wie Rotatorien schwimmen oft eben an einer Spiralbahn).

LITERATUR

1.a Fedotov D. M. 1936. Morfomolicseszkije zakonomernosztyi evoljucii v primenenyii k beszpozvonocsnüm. Izv. An. Sz. Sz. R. (Leider erfuhr ich erst spät von dieser Arbeit.)

1. *Feldi, L.* : Holosticha tetracaryota n. sp. etc. pályadolgozat.

2. *Gelei, J.* : Új Paramecium Szeged környékéről. Paramecium nephridiatum n. sp. Állat. Közl. (Zool. Mitteil.) 22. 1925.

3. *Gelei, J.* : Zur Kenntnis des Wimperapparates. Zeitschr. f. Anat. u. Entwickl. Bd. 81. p. 530—553. 1926.

4. *Gelei, J.* : Die reizleitenden Elemente der Ziliaten in nass hergestellten Silber- bzw. Goldpräparaten. Arch. f. Protistenk. 77. 152—174. 1932.

5. *Gelei, J.* : Historisches und neues über die interciliaren Fasern und ihre morphologische Bedeutung. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikrosk. Anat. 22. 1935.

6. *Gelei, J.* : Die Bildung des Porus excretorius und sein Verhältnis zum Neuronemensystem bei Paramecium. Biol. Ztrbl. 56. 27—34. 1936.

7. *Gelei, J.* : A csavarmenetes vagy kochliooid alkattypus a Csillósok (Ciliata) világában. Állatt. Közl. (Zool. Mitteil.) 33. 1936.

8. *Gelei, J.* : Der schraubige Körperbau in der Ciliatenwelt in Vergleich zu den Symmetrieverhältnissen der vielzelligen Tiere. Arch. f. Protistenk. 88. 1937.

9. *Gelei, J.* : A véglények tökéletesbülésének alapelvei. Math. és Term.-tud. Értesítő. 59. 312—329. 1940.

10. *Gelei J.* : A szervek működésének fajfejlődéstani megváltozása. Term.-tud. Közl. 9. 1940.

11. *Gelei, J.* : A soksejtű állati lény (Metazoon) fölénye az Egysejtű (Protozoon) fölött. Die Überlegenheit der Vielzeller über den Einzeller. Állatt. Közl. (Zool. Mitteil.) 37. 1—23. 1940.

12. *Gelei, J.* : Cilienstruktur und Cilienbewegung. Verhandlg. der D. Zoolog. Gesellsch. 31. Jahresversammlg. zu Kiel. 1926.

13. *Gelei, J.* : Ein Vergleich der Ciliaten und der Strudelwürmer. Vejdovsky-sche Festschrift, Prag. (Vestnik Cs. Zool. Spolecnosti v Praze. VI—VII 1938/39. 155—182.) 1940.

14. *Gelei, J.* : Sonderbare planktontische Hypotrichen in den temporären Gewässern. XII. Beitrag zur Ciliatenfauna Ungarns. Múzeumi Füzetek. Új évf. II. p. 136—157. 1944.

15. *Gelei, J.* : Die Marynidae der Sodagewässer in der Nähe von Szeged. Zeitschr. f. Hydrologie. 1950.

16. *Gelei, J.*: A környezet és a testfelületi nyílások kapcsolata. Előadás az Akadémia IV. O. 1950. január 23-án tartott szakülésén.

17. *Gelei, J.—Sebestyén, O.:* Einige Bemerkungen zum Bau und Funktion der Syncilien bei den Darmciliaten. besonders der Entodiniomorpha. Acta biol. IV. 141—161. 1932.
18. *Horváth, J.:* Experimentelle Hervorbringung mikronucleusloser Ciliaten. Arch. Biol. Hung. II. 18. 1948.
19. *Németh, A.:* Két szennyvízélettér csillós véglényeinek összehasonlítása. Pályamunka.
20. *Párducz, B.:* Das Entstehen der strudelnden Ernährungsweise in der Gruppe Hymenostomata. Acta Biol. Szeged. Tom. III. 1935. p. 190—221.
21. *Párducz, B.:* Beiträge zur phylogenetischen Ableitung der hymenostomen Infusorien. Arb. d. I. Abt. d. Ung. Biol. Forschungsinst. VIII. 1935—36. p. 120—141.
22. *Párducz, B.:* Über die biologische Bedeutung des schraubigen Körperbaues der Ciliaten. Acta Biol. Szeged. IV. 1936. p. 12—38.
23. *Párducz, B.:* Korperbau und einige Lebenserscheinungen von Uronema marinum Duj. Arch. f. Protistenk. 92. 1939. p. 283—314.
24. *Párducz, B.:* Verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den Gattungen Uronema u. Cyclidium. Arch. f. Protistenk. 93. 1940. p. 185—214.
25. *Sewertzoff, A. N.:* Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution. G. Fischer 1931.

## МОРФОГЕНЕЗ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ, С ПРИНЯТИЕМ ВО ВНИМАНИЕ МОРФОГЕНИЧЕСКИХ ПОЛОЖЕНИЙ СЕВЕРЦОВА

Иожеф Гелеи
Медицинско-Биологический Институт
Ун.-та г. Сегед.

(Резюме.)

Мы сравниваем с полным основанием, одноклеточное существо и как его представителя цилиаты, с многоклеточными, так как для всех функций, для исполнения которых многоклеточные снабжены органами, или системами органов, у одноклеточных также развиваются разновидности форм: »органеллы« и системы »органеллов«. Высшую ступень дифференциации образует в одном из направлений »Ophryoglena monophtalma Gelei«, у которой образовался глазной хрусталик и вблизи него черный пигмент.

Действительность положений Северцова, по отношению к первобытным существам, представляется следующим образом:

1. Усиление функции, интенсификация

*а*) Реснички образуются у быстро плавающих первобытных существ густо, и гуще всего спереди, чем сзади на вентральной стороне, чем на дорсальной (3 рис. b, 7 рис. *a*, 20 рис.)
б. у пресмыкающихся они гуще на части тела, касающейся земли. Величина ресничного органа, пока он выступает единично, уменьшается с ускорением движения: ресничный орган может только посредством своей длины, принимать участие в интенсификации, и действительно принимает участие тем, что несколько ресничек хлыстообразно, или крылообразно, прилегают друг к другу: это большие усики, волосики, группы Пери-, Гипо- и Олиготриха (рис. 3. c). в) О щупальных щетин можно сказать то-же самое, что и о ресничках. — Интенсификация проявляется здесь, либо возрастанием числа рядов щетин, либо уплотнением рядов с грудной стороны рис. (4 b, c).

г) Интенсификация зева наглядно показана на 4-х чертежах 5 рисунка, согласно которым у »Bryophyllum« отверстие рта доходит до $^3/_4$ всего тела.

д) (6 и 7 таблица показывают интенсификацию пульсирующего пузыря или дефекационного органа, с одной стороны возрастанием числа элементов (6 d-e), с другой-же возрастанием числа и длины испражнительных каналов (7а—7е).

## 2. Ослабление функций (Северцов 1931).

Вращающийся, подобно пестику в ступе, уроцентр (центрохвостый) (рис. 10е) спереди лишен ресничек, урозона (рис. 8b) и спереди и сзади. Уростиля (рис. 23е) обросла равномерно ресничками по всему животу, напротив, мы находим в середине живота »Paruroleptus« — а два густо ресничные места, у »Holostycha oxytrichoidea Nemeth« два скудно-ресничные, у »Oxytricha tetra nucleata Nemeth« два недостаточно-ресничные и у »Euplotes«, в середине, голую часть тела.

Первая и вторая глава приводят наглядный пример качественного изменения путем соединения количеств.

## 3. Фиксирование функциональных фаз

(Phasis-fixatio, Северцов.) Первая фаза движения реснички (готовая к поднятию ресничка с изогнутым вперед концом) фиксируется в случаях тугих ресничек, как напр. адоральные реснички у »Loxocephalus« (рис. 9 а) и веслообразные ресницы у »Pleuronema coronata« (рис. b, c, и т. д.) Подобным-же образом, привязанный к месту дефекационный орган всей группы ресничковых, является зафиксированной фазой, в противоположность к циркулирующему пульсирующему пузырю амэбы. Планктонные виды »Opisthonecta« фиксируют роевую фазу развития »Peritricnus«-ов — посредством состояния попятного плавания и, соответственно с этим движением, помещения отверстия зёва на спине.

## 4. Изменение функций (Дорн. 1875).

Подвижная ресничка исполняет первоначально двойную функцию: передвижения с места на место и чувственного восприятия: щупальные реснички образуются из первоначальных передвижных, таким образом, что главная функция: движение-вытесняется на задний план, или упраздняется, а первоначальная побочная функция становится главной функцией. Это подтверждается тем фактом, что в течение индивидуального развития, все щупальные реснички в рядах ресничек вырастают, посредством размножения базальных телец, из новых базальных телец на место ресничек. Нормальный ресничный орган служит — и это вторая побочная функция — своей большой поверхностью также и для витания и поэтому преобразовывается на витательный орган, как, например, в случае длинных пучков ресничек, »Halteria«, или могучих плавательных крыльев »Spiretta«-ы. (Рис. 3c.)

5. Расширение функций. (Плэт, 1912)

Возникшие, вследствие количественной интенсификации, волоски, становятся способными исполнять — кроме качественно усовершенствованного перемещения — новые функции, в качестве ног, или крыльев для ловли, царапанья, торможения, или вентиляции. Серия a—f, 12-го рисунка, изображает процесс качественного усовершенствования на примере постепенного совершенствования зёвного органа группы »Gymmostomata«, начиная с голого и безорганного зёва, из которого образуется, путем присоединения трихитов и вершевых палок и позднее, путем выростания выпуклых бородавок, или, наоборот, вдавления голой воронки зёва, все более и более сложный орган для ловли, парализования и глотания. 13-я таблица изображает далее совершенствование зёва в группе »Trichostomata« — таким путем, что уже, раньше вдавленной воронке зёва возникает, предварительно, два, потом три, щеткообразных органа и, в последнем случае, с правой стороны края отверстия зёва, образуется выдающаяся рубцевая кожица (рис. 13c.) у »Paramecium« совершенствуется зёвный орган через дальнейшее развитие »vestibulum« (рис. 13 e, 14b). Наконец, у группы »Spirostomata-«, мы имеем перед собой ловящий пищу орган в самом совершенном развитии, где перед глоточной воронкой, слева, состоящий из безчисленных крылышек, круговоротный орган, а справа 2—3 мембранелл, составляют кооперативное сотрудничество.

6. Ограничение функций. (Северцов 1931)

Примерами служат тугой у многих ресничковых веслообразный хвост (рис. 6c, 10e.), и, прикрывающая зёв во время плавания, рубцевая кожница (рис. 8c и 9ab).

7. Замещение органов. (Клейненберг 1886).

Адоральная кожа Colpidium colpoda-, или многих Hypotrichus заменяется на правой стороне зёвочной воронки кожицей из плазмы корытообразной, или клиновидной формы. В группе Tricho- и Spirostomata исчезают постепенно вершовые палки, потому что глоточная воронка берет на себя их роль пищевода (рис. 14a—c).

8. Равноценное физиологическое возмещение (Федотов, 1925).

Определяющая форму тела, роль волокна экто-плазмы, дополняет и замещает »pellicula-« утолщением (рис. 16 a—d). Находящаяся с правой стороны зёвной щели, рубцевая кожица, либо заменяется таким образом, что напротив её, с левой стороны, образуется корыто и тогда оно служит уже взамен противоположной концу корыта губы, либо вся полость вокруг зёвной щели погружается внутрь (группа Paramecium).

Сессильные существа помещены на длинном кутикулярном стебеле: некоторые сессильные животные замещают свой стебель таким образом. что их тело удлиняется змеинообразно сзади (Paravorticella), или спереди (Ophridum).

Самый красивый вид возмещения мы видим у сукториев, у которых зёвное отверстие исчезает потому, что пища поглощается возникающими вместо ресничек »suctella«-ми.

9. Замещение функций (Северцов. 1931)

Служащие для защиты трихоцисты исчезают там, где для защиты служит утолщение тела (Hyptricha, Ophryoscolecida), или мионемический общий вывих (Spirostomidae).

10. Мобилизация функции (Северцов, 1931)

Здесь Северцов рассматривает приведение в движение неподвижных органов. Мы находим более совершенный пример этого у ресничковых, чем у многоклеточных, а именно; в преображении первоначально несокращающегося стебеля в сокращающийся, как мы это наблюдаем при, весьма сложно построенном, мионемическом стебеле »Vorticella« (рис. 9 и 17).

11. Демобилизация функций (Северцов, 1931).

В макронтах Carchesium-а »peristomum« делается неподвижным, далее не развиваются, не пекторальные мионемы тела, ни мионемы стебеля, даже ликвидируется функция »cyto-harynx«-а: настоящая демобилизация в трех направлениях.

12. Симиляция функций. (Северцов, 1931)

Тело опалины равномерно покрыто недифференцированными ресничками; это происходит оттого, что животное потеряло, вследствие своего паразитного образа жизни, свое зёвное отверстие и тем самым прекратилась первоначальная дифференциация ресничек полости зёва, которые расплавились в однообразном покрове тела.

13. Раскол органов, или их функций (Северцов, 1931).

Единичное ядро одноядерного первобытного состояния раскалывается (рис. 19) пополам и становится работающим и производящим ядром, или единственное координирующее меридианное Neuronema ресничковых существ раскалывается пополам и становится моторным и выделяющим »Neuronema« (рис. 21). Единичная мембранелла раскалывается также соответственно своим трем функциям: на щупальный, переместительный и глотательный отрезок (Гелей—Шебештьен 1932).

К приведенным, на основании трудов Северцова, 13-ти положениям, присоединяются еще следующие 4 новых положений.

14. Новые функции, новые органы

Здесь обращается особое внимание — по отношению к многоклеточным — на клетки мезэнхима и филогенетическое значение мезэнхима, где мы впервые встречаем такие клетки, которые совсем не соприкосаются с внешним миром.

Возникновение мезэнхима приносит с собой, для несоприкасающихся с внешним миром клеток (ткань), спонтаническое первоначаль-

ное появление дефекационной системы, кровеносной системы, внутренней мышцевой системы, системы внутренных подпор и внутренней нервной системы. Дальнейшее чрезвычайное значение мезенхима оостоит в неожиданном появлении междуклеточных щелей и разнообразных междуклеточных скелетных волокон, иначе, междуклеточной системы лакун. — У одноклеточных следует принять в соображение спонтаническое появление функций, или органов, зёвную щель и все ее производные, далее секреционный покров »cytopharynx«-а.

## 15. Координация функций

С целью создания гармонии организма. Координация, под именем субординации и интеграции, — многократно упомянутое явление у многоклеточных — механические, химические, гормональные проявления и касающиеся обменавеществ и возбудительности — факторы которых — хорошо известны. У одноклеточных известно базальное тельце, система »Neuronema« и, кроме того, в некоторых отнсшениях, и химические координаторы. Базальное тельце координирует образование ресничек, движение ресничек и согласование движения ресничек. — Для решения этой задачи, оно воспитывает »Neuronema« (рис. 20), которые связывают, нетолько одну ресничку с другой, но (как это наглядно показывает рис. 19) ресничку с щупальной щетиной, трихоцистой, порами тектина, испражнительной порой, зёвным отверстием и задней щелью. Во всем этом сотрудничестве следует рассматривать базальное тельце еще и в качестве созидателя porus excretorius — а зёвной и задней щели.

## 16. Соединение функций и органов

Это составляет одну из самых длинных глав труда, и было отдельно доложено автором на заседании Академии 23 января текущего года. Особое внимание обращено на связи щелей органов с внешним миром и их тесного отношения к передвижению с места на место, особенно к сессильному образу жизни. Щели воспринимающих органов, (питательных, дыхательных, нюхательных органов), образуются на части расположенной спереди, в направлени — изменения местоположения ; таким образом спереди находятся зёвное отверстие дыхательное отверстие, нюхательная щель ; выделительные щели, напротив, находятся на задней, по отношению к изменению местоположения, части : итак, в конце тела находятся : щель конечной кишки, генитальная щель, и экскреционная щель. Следует понимать, как паратрематоз, группировку рядом друг с другом вышеназванных щелей, под влиянием особой среды, а, наоборот, как синтрематоз, их слияние состоявшееся под влиянием опять таки окружающей среды. По причинам, которыми занимается эволюционное учение, могут, например, быть соединены зёвное и дыхательное отверстие, или дыхательное и нюхательное, или »porus urogenitalis.«

Можно наблюдать у трансляторно двигающихся, многоклеточных и особенно у круговоротных червей, что »porus excretorius« иногда

соединен с генитальным отверстием, а иногда с зёвном; соединение полового отверстия с зёвным редко встречается; 21 рисунок показывает, как у ботромэзостомов состоялся совершенный синтрематоз с образованием зёвной клоаки, таким образом, что первобытный зёв (Gastroporus) служит одновременно щелью analis-a, половой и испражнительной. Автор объясняет причину этого явления таким образом, что кислая дезинфекция зёвного отверстия охраняет и другие щели. 22 рисунок изображает связанные с сессильным образом жизни случаи пара — или синтрематоза у бриозов или сессильных и полусессильных первобытных существ, 23 рисунок показывает связь между особого рода перемещения и щелями (зёвной задней Porus exretorius.)

## 17. Диссоциация органов и функций

Из мира многоклеточных известен пример разделения клоаки у позвоночных животных на задне, проходную и урогенитальную шель, как и подразделение последней на дальнейщие две щели: дистрематоз. Мы встречаем в мире первобытных существ псхожее явление, в виде такого подразделения сосредоточенных в зёвной щели трихитов и вершевых палок, что на краю зевной щели, образуются отдельные трихитовые, или трихоцистовые бородавки.

В связи з этой проблемой, объяснено подробно, с помощью 24-го рисунка, значение способствующих разделению перепонок (клеточных кожиц, вакуолевых кожиц).

## 18. Рудиментанция (Северцов, 1931).

Северцов рассматривает подробно филогенетические остатки органов, вышедших, по различным причинам, из употребления у позвоночных животных. У первобытных существ можно едва найти следы подобных остатков.

Из приведенных сравнений видно, что первобытные существа способны исполнять почти все те функции, которые исполняют многоклеточные и, что все открытые Северцовым возможности филогенетических изменений применимы к многоклеточым, и даже больше, что новые его положения действительны в полной мере, так для одно-, как и для много-клеточных.

Можно поставить вопрос, почему первобытные существа остались крохотных размеров и почему они не вышли из своего первобытного жизненного пространства — воды?

На оба вопроса существует один общий ответ, а именно, что первобытное существо ***одноклеточное,*** со всеми ограничениям, которыми обременены размеры одной клетки и ее природа »мастера на все руки«, тогда как, многоклеточное образует общество клеток, где, благодаря количеству клеток, может быть осуществлена общая жизнь, общий труд, со всеми преимуществами высокой производительности свойств клетки, среди них, ее приспособляемостью к среде, с помощью которой, многоклеточным удалось завоевать сушу и даже воздух и, наконец, в лице совершеннейших своих созданий — стать руководящими повелителеями той природы, которой они когда-то были подчинены.

# DIE LEBEWESEN DER KLEINGEWÄSSER VON FUSSWEGEN UND STRASSEN DER STADT SZEGED

## I. MITTEILUNG

*Josef Gelei*

Medizinisch-Biologisches Institut der Universität Szeged.

(Eingegangen 13. VII. 1950.)

Es sind zwei Arten von Kleingewässern in den Strassen zu unterscheiden: Regenpfützen und Abwässer der offenen Kanäle in den Vorstädten. Das Regenwasser, im Frühjahr das Schneewasser, sammelt sich in kleinen Vertiefungen, Dellen der Fuss- und Fahrradwege, sowie an Fahrstrassen, an den seitlichen Teilen der mit Stein bedeckten Strassen, sowie im Altwarenmarkt der Pariser-Ringstrasse und am Hauptmarktplatz: Marx-, früher Mars-Platz. Die offenen Abwasserkanäle erhalten ihr Wasser aus dem Überfluss der artesischen Brunnen und den Brunnen der Wirtschaftshöfe.

Die beiden Gewässertypen unterscheiden sich scharf voneinander durch ihren verschiedenen Gehalt an $O_2$, $CO_2$, Salz, Licht und *pH*-Wert. Die Regenwasserpfützen sind reich an $O_2$, $CO_2$ und Licht, mittelreich an Salz und gelösten organischen Verunreinigungen, *pH* 5·5—7·2 und ihre Lebensdauer ist äusserst begrenzt, von wenigen Stunden im allgemeinen bis zu 24—48 Std, im Herbst höchstens einige Wochen. Die Abwasserkanäle der Vorstädte sind reich an Salzen, gelösten organischen Verunreinigungen und Bakterien, ihr *pH* bewegt sich zwischen 7—8.6, sind dagegen arm an $O_2$, $CO_2$ und auch das Licht wird durch die grau-braune Farbe stark gedämpft. Sie sind langlebig und bleiben im Frühling und Herbst mehrere Monate hindurch erhalten.

Ein besonderes Selektionsprinzip tritt in Erscheinung in Form von Druck und Aufreibung, wie sie durch Fussgänger und Fahrradgummi auf die eingetrockneten Pfützenböden und die darin befindlichen Cysten der Tiere an Marktplätzen, Fusswegen und Fahrradpfaden Monate hindurch ausgeübt werden. Dieser physikalische Druck ist nicht nur biologisch von Bedeutung als Selektor, sondern gehört auch zu den Existenzbedingungen der Pfützen, da auf dem gestampften und gedichteten, dadurch halbundurchlässig gemachten Boden das Wasser länger erhalten wird. Deshalb verschwindet im Frühjahr in dem durch den Winterfrost aufgeweichten Boden das Regenwasser viel schneller (in 60—90°$_0$) als im Sommer. Meine Untersuchungen gehen von einer Beobachtung aus, die

ich gelegentlich einer Fahrt an einer Mikropfütze gemacht hatte, nachdem mir die grüne Farbe derselben aufgefallen war und mich zur Mitnahme einer Probe angeregt hatte, in der sich eine auffallend reiche Fauna kundtat. Die Abwasserkanäle liegen seitlich der Strasse, weder Fuss- noch Fahrradwege führen durch sie hindurch, so dass auch beträchtlichere Tierchen vor dem Zertreten bewahrt scheinen. In den Regenwasseransammlungen des Strassenverkehrs fehlen die grösseren Einzeller und, mit Ausnahme kleinerer Rotatorien, überhaupt jegliche Vielzeller, trotzdem sie in verkehrsfreien Stellen der nächsten Nähe massenhaft vorkommen.

Ein weiterer Unterschied besteht darin, dass in den Abwässern der verschiedenen Strassen ziemlich gleiche Verhältnisse herrschen und eine nahezu gleiche Fauna enthalten ist, wogegen die Regenwasserpfützen unter äusserst verschiedenen Bedingungen zustande kommen und demgemäss auch ihre Flora-Fauna von Ort zu Ort verschieden ist. Dies ist bedingt durch den allerorts verschiedenen Qualitäts- und Quantitätsgrad der Verunreinigungen, die Verschiedenheit der gelösten Bodensalze und die verschiedene Lebensdauer der Pfützen. Dieser Unterschied in der Vegetation tritt auch dann in Erscheinung, wenn im Herbst bei Hochwasser die vielen Pfützen unter einen einheitlichen Wasserspiegel geraten, während sie im Sommer bei geringeren Regenfällen zergliedert werden. Zu bemerken ist, dass in Szeged nach der grossen Überschwemmung von 1879 viele Strassen durch Erdarbeiter erhöht wurden und so die Strassenpfützen auch je nach der Herkunft der Erdböden äusserst verschieden sind. Vielerorts erkennt man den Soda-Lehmboden, auf dem dann natronhaltige Pfützen entstehen. Auch bei völlig gleichen physikalisch-chemischen Bedingungen kann sich immer noch ein Unterschied infolge der verschiedenen Lebensdauer der sonst einheitlichen Pfützen ergeben, was eine Veränderung der Fauna nach sich zieht.

Ich möchte auch auf die hygienische Bedeutung dieser Regenwasseransammlungen hinweisen, da an trockenen Tagen hunderte, an Markttagen sogar tausende von Menschen an diesen Orten verkehren, Kinder herumlaufen und am Erdboden spielen und sich so mit Krankheiten infizieren können, die durch Wasser verbreitet werden oder deren Erreger sich im Wasser vermehren.

Die Regenwasserpfützen möchte ich folgendermassen charakterisieren :

Der Reichtum an Sauerstoff und Licht kommt daher, dass die Gewässer seicht, höchstens 10 cm tief sind und gut durchlüftet werden. Die Suspensionspartikelchen sedimentieren sich infolge Mangels an elektrischer Ladung nach dem Aufhören des Regens bald, die klaren Gewässer

werden schön durchlichtet und die grünen Lebewesen erzeugen bald reichliche Mengen Sauerstoff. Zu den Mittagsstunden entsteht das Oxygen so reichlich, dass der grüne Grund von Sauerstoffblasen wie von Perlen überzogen wird und, wenn der Luftdruck dabei sinkt, der grüne Überzug des Bodens in grossen Flecken an die Oberfläche steigt. Es kann sich also in den kleinen Pfützen eine wahre oxybiontische Lebewelt entwickeln. Im Sommer sind grosse Temperaturschwankungen zu verzeichnen. Gegenüber einem Wärmegrad von 6—8° C des Frühmorgens wird in den Mittagsstunden (bis 14 Uhr) die Temperatur auf 33—35° C steigen: es können also im Sommer nur eurytherme Lebewesen existieren.

Trotz ihres klaren, durchsichtigen Wassers müssen auch die Regenwasseransammlungen als Schmutzgewässer betrachtet werden, da verschiedene tierische und pflanzliche Abfälle, Faekalien (manchmal menschliche) hineingelangen und eine Art Infusionswasser entstehen lassen.

Auf Grund der erörterten Faktoren entseht in den Regenwasserpfützen eine aerobiontisch-eurytherme Lebewelt mit folgender biologischen Schichtung:

In den Salz- und organischen Lösungen wächst eine Bakterienflora, deren Reichtum durch Licht und Sauerstoff geregelt wird. Dagegen erziehen diese drei Faktoren eine reiche Grünflora, die aus Cyanophyceen und verschiedenen Euglenen — als Zeichen eines Abwassers — besteht; verschiedene Flagellaten und wenige Diatomen gesellen sich hinzu. An den lebhaften Verkehrsstellen, besonders wo Fahrräder laufen, entwickeln sich keine richtigen Algen, diese werden zertreten und aufgerieben.

Entsprechend der grünen, bzw. nicht grünen Grundflora ensteht eine zweiästige zweite Schicht aus Bakterienfressern und Pflanzenfressern: dem Charakter nach Cyanophyceenfressern.

Als Bakterienfresser erscheint in erster Linie der zoologische Abwassertest: *Vorticella microstoma*, nicht reichlich; an seine Stelle tritt im Herbst eine grosse Rhabdostyla-Art. In ungefähr gleicher Individuenzahl entwickeln sich *Hastatella radians* und *Cyclidium citrulus* als gute Bakterienfresser. Dann folgen besondere Hypotrichen, die faunistisch noch besonders bearbeitet werden müssen, da sie phylogenetisch aus Raubtieren und Pflanzenfressern selektiert wurden. An vom Verkehr geschützten Stellen erscheinen Sonderlinge der umgebenden Feldgewässer, wie *Spirophyllum tubicola volans Gelei*, ein rohrbewohnender Planktont und die *Spiretta plancticola Gelei*, ein umfangreiches Tierchen, das in lebhaften Passagen infolge seiner Körpergrösse im Cystenzustand vernichtet wird. In kleinerer Zahl finden wir *Rotifer vulgaris* als grösste Form der Vielzeller, deren Anwesenheit mit ihrer Einzeller-Grösse zu erklären ist.

Entsprechend der starken Grünflora entwickelt sich in diesen temporären Gewässern eine auffallend reiche phytophage Fauna. Hier führen die Cyanophyceenfresser: *Nassulidae* in so reicher Art und Individuenzahl. dass sie separat eine monographische Bearbeitung verdienen. Auch hier fehlen an den Verkehrsstellen alle grossen Arten der nächsten Feldgewässer. Dieser Umstand ist besonders unter den *Frontonien* auffallend; in diesem Genus sind die Arten im allgemeinen grosswüchsig, daher finden wir an den Verkehrsstellen nur wenige und winzige Frontonien, wogegen in der nächsten Querstrasse an verkehrsfreien Stellen grosse Arten in grosser Individuenzahl vertreten sind. Viele räuberische *Hypotrichen* sind Pflanzenfresser geworden. An den Flagellaten leben einzelne *Frontonien*, *Phascolodon*, manche *Prostomata* und viele *Hypotrichen*, welch letztere einen Übergang zu den Räubern bilden. Diatomenfresser sind *Woodruffia rostrata* Kahl und manche *Nassulidae* und *Frontoniidae*. Von den Vielzellern können wir nur die kleine *Hydatina senta* als Flagellatenfresser anführen. die sich in den Herbstgewässern, wo sie dem Zertreten weniger ausgesetzt ist, massenhaft vermehrt.

Die dritte biologische Schicht besteht aus den räuberischen Infusorien und an manchen Stellen ausserdem aus Dasihelealarven. Die Raubinfusorien sind merkwürdigerweise mit wenigen Arten vertreten. Die Cysten derselben ertragen — wie es scheint — den mechanischen Druck weniger gut. Dies erklärt sich besonders schön durch die Didiniidae. *Didinium balbiani Fabre-D* lebt in den natronhaltigen Feldgewässern der Umgebung in grosser Individuenzahl und ist im Laboratorium auch in Wasser von Strassenpfützen zu züchten, das grosse Tier findet man aber nie auf den Strassen: die Cysten werden infolge ihrer Körpergrösse aufgerieben. Dies gilt besonders für das grösste Infusorium der Umgebung, *Bursaria truncatella O. F. Müller* mit nahezu 1 mm Körpergrösse, welche in minder verkehrsreichen Strassen stets anzutreffen ist, nie aber in den Pfützen von Fuss- und Fahrradwegen. Das Zertreten vertragen einige *Spathidien und Hypotrichen.* Auch die von mir entdeckten, im Trockenzustand überlebenden Mückenlarven, die *Dasiheleen* sind nur in Strassenpfützen zu fischen. wo ein minderer Verkehr zu verzeichnen ist.

Wenn einerseits wenige Räuberarten, andererseits viele und aufblühende Pflanzenfresser erscheinen würden, so würden die Pflanzenfresser eine für sie selbst gefährliche Überhand nehmen, wodurch ihre eigenen Lebensquellen, die grünen Organismen vernichtet würden. Es tritt aber eine vierte biologische Schicht in einer (ev. zwei) Suctorienart: *Sphaerophrya*, auf. die das Gleichgewicht der Biocoenose aufrechterhält, indem sie Flagellaten, Pflanzenfresser und Räuber ohne Unterschied vertilgt,

natürlich vorwiegend solche Lebewesen, die in der Gesellschaft selbst die Mehrzahl ausmachen, nämlich die Pflanzenfresser. Eine interessante Gesetzmässigkeit in der Rolle dieser Tiere ist mir im Laboratorium aufgefallen : in einem kleinen Zuchtglas konnten diese Acinetarien die ganze Fauna ausrotten und zwar um so schneller, je kleiner und eingeengter der Lebensraum war. Nach dieser Beobachtung ging ich auf die Strasse und suchte die kleinsten Biotope mit spannengrossem Wasserspiegel und 1—2 l Wasserinhalt auf und erhielt dabei das gleiche Ergebnis : je kleiner das Biotrop, um so mehr Suctorien und um so weniger andere Tiere. So habe ich schliesslich den Schlüssel für die Erklärung dieses Umstandes darin gefunden, dass, je mehr ein Lebensraum (infolge Verdunstung) eingeschränkt wird, die Gelegenheit und damit auch die Gefahr für ein frei herumschwimmendes Tierchen, in die Nähe eines Suctoriums zu geraten, um so grösser ist. dass also das Ausmass des Lebensraumes sich reziprok zum Effekt des Raubgeschäftes verhält.

Da die Nassula-Arten die Leittiere dieser Regenwasserpfützen sind, möchte ich hier einerseits einen Pflanzenfresser. der das Zertreten am besten verträgt und demgegenüber eine andere Nassula-Art, die sich zu einem Bakterienfresser umgewandelt hat. etwas näher besprechen.

*Nassula rotunda n. sp.* Die Vernichtung durch Zertreten der Cysten wird am weitgehendsten durch Fahrradgummi bewirkt. Dies erhellt daraus, dass die wenigsten Arten und Individuen in kleinen, einige Spannen breiten Pfützen zu finden sind, die in ihrer vollständigen Ausdehnung durch Fahrradgummi aufgerieben werden. An solchen Stellen tritt häufig ausschliesslich eine rundliche, grüne Nassula-Art, *N. rotunda*. auf. Sphaerisch rund sind eigentlich erst nach der Teilung die jungen Exemplare, während die ausgewachsenen kurze Walzen mit breit abgerundeten Enden darstellen. (Abb. 1.) Die beiden Endteile können etwas aufgetrieben sein, dann zeigen solche Tiere im Profil eine Bisquitform. Oft ist auch eine schwache Zuspitzung des Vorderendes zu beobachten, hier läuft die Ciliennaht auf die Rückseite hinüber. An mageren, gelben Exemplaren kann auch eine schwache linksseitige Vorwölbung des Vorderendes erscheinen, wo die Adoralreihe herumläuft. Die mageren Tiere sind vorne etwas abgeplattet. Die kleinsten Exemplare sind gegen 150 $\mu$ breit und lang, die grössten haben 270 150 $\mu$ Längen-Breitenindex.

Die Körperfarbe ist von den verzehrten Cyanophyceen grün, von verdauten Resten gelblich. Vorne ist ringsherum ein orangengelbes Pigment unter der Pellicula zerstreut, welches aber an den grünen Exemplaren garnicht hervortritt. Das Pigment ist linksseitig angereichert und durch

grössere Körnchen vertreten: auch dieser Fleck geht unmerklich in seine schwach pigmentierte Umgebung über.

Die Mundöffnung liegt an der Grenze des vorderen Fünftels etwas nach rechts verschoben in einer Eindellung. Auch der fein spiral-gerippte Vorhof ist nach rechts gerichtet, er schneidet etwa 14 Cilienreihen ab. Das Tier besitzt eine starke, 70 μ lange, 20 μ breite Reuse, die in einer diagonalen Ebene schief dorsal verläuft und oben krumm nach hinten gerichtet ist. Diese besteht aus 20 (18—23) dicken Stäben, die alle nach aussen spiral geflügelt sind (s. Abb. 1.).

Von der Reuse sind in Abbildung 1 nur drei Stäbe abgebildet.

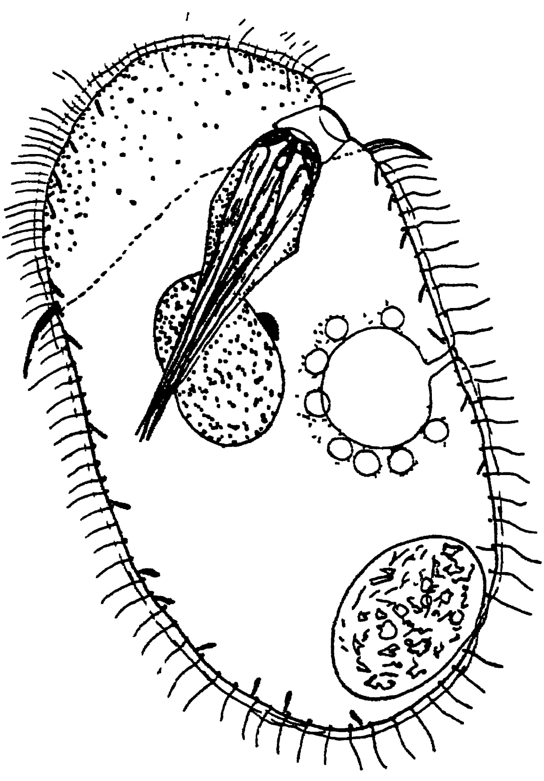


*Abb. 1.* Nassula rotunda n. sp. von der rechten Seite her. Sublimat-Glycerin Hinten Defaectionsvakuole. 630 .

Рис. 1. Посредством сулемой фиксированное, в глицерине замкнутое живот ное, сзади за цитопигой дефекационная вакуола. 630 .

Die adorale Zone besteht aus einer grossen Zahl dreireihiger Membranellen, die genau bis zur Hälfte des Dorsalfeldes reichen.

Das ganze Tier ist dicht bewimpert. Gegen 120 Cilienreihen ziehen meridional den Körper entlang, von denen ungefähr 65 Reihen das Ventral-. und 55 Reihen das Dorsalfeld besetzen. Die Cilien stehen im allgemeinen in 4, vorne in 2 $\mu$ Entfernung voneinander. Das Cilienkleid ist in eine 2 $\mu$ dicke cuticulare Gelschicht eingebettet. Zwischen den Cilien stehen ganz spärlich zerstreut 5 $\mu$ lange, feine Trichocysten. die, explodiert. 30—40 $\mu$ ang aufquellen.

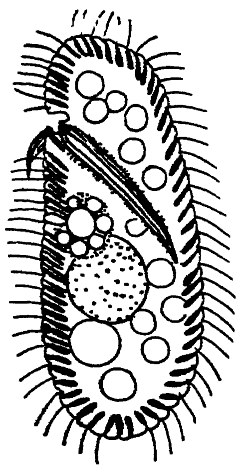
Die grosse kontraktile Vakuole liegt genau in der Körpermitte in einer Cilienreihe, die auf die rechte Mundecke zuläuft. Dahinter dürfte die Cytopygenlinie folgen, die zu färben mir aber nicht gelang. Überhaupt ist das Tier für Färbungen äusserst ungeeignet, weshalb die Aufklärung der morphologischen Verhältnisse sehr mühevoll ist. Da eine grosse Defaekationsblase ganz hinten sichtbar wird, dürfte auch die Cytopyge hinten ventral subterminal liegen (s. Abb. 1. hinten).

Das Tier besitzt entweder einen oder zwei grosse Kerne und einen Mikronucleus. Die Kerne sind im allgemeinen sphärisch, besonders die Doppelkerne. Man findet aber auch etwas längliche, elliptische, oder auch nicht ausgesprochen zweiteilige Kerne. Das Tier nährt sich von Cyanophyceen, der kräftige krumme Reusenapparat ist zum Verschlingen der Fäden geeignet.

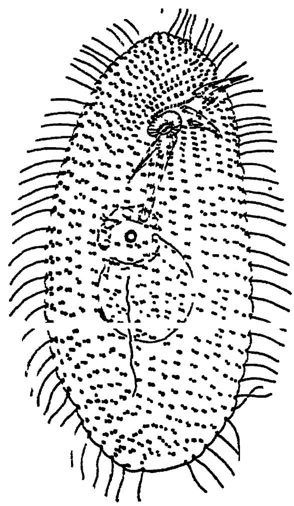
Ein gutes Beispiel für die phylogenetische Umwandlung von Phytophagen in Bakterienfresser ist *Nassula tricirrata Gelei*, die ich im Jahre 1932 aus den natronhaltigen Teichen der Umgebung Szegeds beschrieben habe und in den Regenwasseransammlungen innerhalb der Stadt — wenn auch in biologisch etwas verändertem Zustand — wiedergefunden habe. Es sei nun diese Art aus später zu erörternden Gründen etwas näher besprochen.

*Nassula tircirrata Gelei* subs. *elongata* mihi wurde meinerseits während dieser Untersuchungen lange Zeit als neue Art betrachtet, bis ich mich schliesslich entschied, sie als Subspezies in die Wissenschaft einzuführen. Längen-Breitenindex der grösseren Exemplare : 100—110 $\mu$ im einzelnen 100/40, 90/29 $\mu$ (Stammart 60 $\mu$ Länge). Das Tier ist länglich ovoid, ventral und links weniger konvex, ventral oft sogar leicht konkav (Abb. 2-3). Es hat 40 (36—40) Cilienreihen (Stammart 36). Der Zellmund liegt im vorderen Viertel. Er schneidet 5 Cilienreihen ab (bei der Stammart 2 Reihen). weitere vier werden durch die Membranellen abgeschnitten. Die vordere Nahtlinie ist nach vorn gerichtet. (bei der Stammart nach links). Rechts vom Munde steht eine kurze nach hinten unterbrochene

Cilienreihe. die vor dem Munde ein dichtes Wimperorgan bildet; in dieser Reihe fehlen in der Höhe des Mundes zwei Cilien und überhaupt folgen hinter dem Munde nur 2—3 Cilien, da die Reihe weit vor dem Porus excretorius aufhört. Die nächste rechte Cilienreihe bildet den Hauptmeridian, da Porus excretorius und Cytopygelinie in dieser Linie gebildet werden (bei der Stammform sind diese beiden Organellen nach



2



3

*Abb. 2.* Nassula tricirrata n. subsp. elongata. Sublimat-Glycerin. Seitenansicht von der linken Seite her: die wichtigen Organellen in die Medianebene projiziert. Hinter dem Kern die grosse Sammelblase für die Defecation. 630 ×.

Рис. 2. В сулеме фиксированное, после сгущения в глицериновом алкоголе замкнутое животное в прикрытом пластинкой препарате, вид с боковой стороны. Маленькие пузыри являются вакуолами пищеварения, большой пузыр за ядром дефекационная вакуола. 630 ×.

*Abb. 3.* Nassula tricirrata subsp. elongata von der Ventralseite her betrachtet. Technik bei Abb. 1. Die drei Membranellen der Adoralzone, vor der Mundöffnung Basalkörperchen in dichter Lage: das Wimperorgan. Über dem Kern die Schlangenlinie: Cytopygenlinie. Hinten ein kleines Kahlfeld. Doppelpüppchen: Basalkörperchen der Cilie, Nebenkorn (nach vorne links). 700 ×.

Рис. 3. Nassula tricirrata n. subsp. elongata вид вентральной стороны с ресниаными линиями по очереди: окрестность рта с волосками, верша, пульсированнянь вакуола, Ma. и Mi., и наконец линия цитопига. 700 ×.

links in die poststomalen Cilienreihen verschoben): Am hinteren Körperende befindet sich ein kleines cilienloses Kahlfeld (dieses fehlt an der Stammart). Die Lage der drei Membranellen siehe in Abb. 3. Die Membranellen setzen sich aus zwei oder drei Cilienreihen zusammen. Der Mundtrichter ist grösser als der der Stammart, er ist schief nach rechts gerichtet und innen fein radiär gestreift; 11 feine Reusestäbe bilden den ganz engen Reuseapparat, der von einem feinen Reduktionsplasma umhüllt ist. Der Exkretionskanal ist dick, tonnenförmig und des Verschlusses wegen innen verengt. Pulsation bei 20° C jede 18. Sekunde. Hauptblase nach jeder Entleerung neu gebildet. Cytopygenlinie lang, dick und an den Silberpräparaten scharf dargestellt. Sie dient für einige Cilien als Nahtlinie, obwohl eine scharfe Nahtlinie nicht vorhanden ist.

Das Tier ist mit Trichocysten noch dichter beladen als die Stammform. Am Rücken gesellt sich zu jeder Cyste zumindest eine (ev. 2) Trichocyste, die im Bilde rechts hinten dicht neben der Cilie steht. Die Ventralseite dagegen ist mit Trichocysten direkt überladen, die das ganze Zwischenfeld der Cilienreihen besetzen. Da die Trichocysten nicht in einer Reihe mit den Cilien stehen und ausserdem auch das Zwischenfeld ungeordnet belagern, entsteht ein netzförmiges Neuronemensystem, am Rücken mit deutlichen Doppelmaschen zwischen jeder zweiten Cilienreihe, derart,

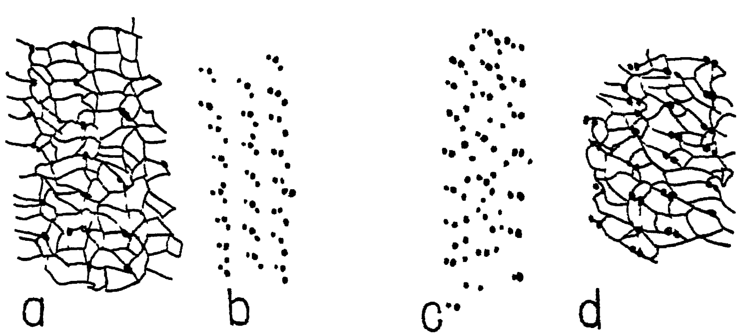



*Abb. 4.* Nassula tricirrata subsp. elongata. Silberbilder nach der nassen Sonnenchein-Methode von *Gelei—Horváth. a* und *b* Rückenseite, *c* und *d* Ventralseite. *b* und *c* die Lage der Cilien und Trichocysten und dementsprechend in *a* und *d* das Gittersystem der Ventral- bzw. der Dorsalseite. 1400 ×.

Рис. 4. Серебряные снимки эктоплазмы, по мокрому солнечно-световому посеребряному методу. »a« и »b« задняя сторона, »c« и »d« вентральная сторона; »b« и »c« положение ресничек и трихоцист, решеточная система, соответственно »a« »b« и »d« »c«. 1400 ×.

dass kleinere, rechts von den Cilienreihen stehende Maschen (Abb. 4a) die Trichocysten mit den Cilien verbinden und die grösseren Maschen zur nächsten Cilienreihe hinlaufen. Ventral (Abb. 4d) sieht man die Maschen kaum geordnet.

Die Tiere sind für eine Behandlung mit der Silber-Sonnenlichtmethode nach *Gelei—Horváth* wunderbar geeignet, alle Abbildungen wurden nach diesem Verfahren angefertigt, das eine vollständige Analyse der Körperstruktur gestattet. Diese Bilder sprechen uns über phylogenetisch äusserst wichtige Dinge, die im Rahmen dieser Untersuchungen besprochen werden müssen. Wir sagten nämlich, dass *Nassula tricirrata* aus einem Pflanzenfresser-Stamm hervorging. Bei den verwandten Pflanzenfressern: *Nassulidae* besteht das Adoralorgan aus vielen Membranellen (s. Abb. 1.), doch sind hier im Dienste des Bacillenfanges drei Membranellen geblieben und überdies entstand oben rechts vom Munde eine Anprallmembran aus einer Cilienreihe. Wenn man nun bedenkt, dass in der Ciliaten-Gruppe dem Hymenostomata drei solche Membranellen innerhalb der Mundgrube stehen — siehe bei Colpidium-Glaucoma-Loxooephalus — und rechts vom Munde eine einfache Cilienreihe entstanden ist, so sehen wir bei der *Nassula tricirrata* das phylogenetische Vorbild und Vorstadium vorgebildet. Wenn nämlich bei der *Nassula tricirrata* diese drei Membranellen bei Einstülpung der Mundumgebung in eine Mundgrube geraten und zugleich die nebenstehende Wimpernreihe aussen bleibt, dann steht vor uns eine echte Hymenostomata, eine Tetrahymena-Form von *Furgason*. Wichtig ist dabei, dass alle Hymenostomata Bacillenfresser sind und daher kann *Nassula tricirrata* ruhig als ein gewordener Bacillenfresser, als oikologische Übergangsform betrachtet werden. — Ich sehe eben deshalb in diesem Befund einen grossen Erfolg der vorliegenden oikologischen Untersuchungen.

## ZUSAMMENFASSUNG

An den besiedelten Stellen einer Stadt unterscheiden wir zwei Typen von Kleingewässern: 1. Regenwasserpfützen mit pH 5·5—7·2, die reich an $O_2$, $CO_2$ und Belichtung sind und eventuell weniger Nährlösungen (Salze, organische Extrakte) enthalten; 2. Brunnenwasserpfützen mit pH 7—8·6, die weniger $O_2$ und $CO_2$, eine gedämpfte Lichtmenge infolge der kolloidalen Suspensionen, dafür aber reichlich Salz- und organische Lösungen enthalten. In I. entwickeln sich Bakterien, Cyanophyceen und Flagellaten als Grundschicht der Lebewesen. Als zweite Schicht folgen einerseits die Bakteriophagen (eventuell Zoophagen und Zooflagellaten) und anderseits die phytophagen- (Cyanophyceen- und Flagellatenfresser) Ciliaten und Rotatorien. Die bakteriophage (zoophage) Fauna ist ärmer an Arten- und Individuenzahl, wogegen eine reiche phytophage Fauna zu verzeichnen ist. Allein Diatomen findet man wenig und nur ein Diatomenfresser: *Woodrufia rostrata* erscheint. Als dritte oikologische Schicht entwickeln sich die Räuber, die an der zweiten Schicht leben. Die räuberische Fauna besteht aus ganz wenigen Arten und ist individuenarm. Dagegen entwickelt sich als vierte Schicht eine ganz reiche Fauna von Suctorien (Sphärophrya) die Phytophagen und Räuber wahllos vertilgen und daher als Haupt-

quelle des biologischen Gleichgewichtes gelten. Sie selbst haben keine echten Feinde. nur die Trockenheit.

Als ein Hauptfaktor der natürlichen Selektion ist das Zertreten, die Aufreibung durch Fusstritte von Menschen, sowie Fahrradgummi anzusehn. wie sie bei trockener Witterung auf die kleinen Pfützen der Fusswege und freien Marktplätze täglich und stündlich ausgeübt werden. An Stellen, wo diese mechanische Aufreibung stark zur Geltung kommt, werden die Cysten grösserer Infusorien. die eingetrockneten Rotatorien, Eier von Kleinkrustaceen, Mückenlarven (Dasiheleen) usw. vernichtet und es bleiben nur die Cysten kleinerer Arten verschont oder erhalten. Die Phytophagen dürften stärkere Cysten bilden, da sie in grösserer Zahl existieren. So ist es zu erklären, das als Ersatz für die originellen Bakterienfresser aus den phytophagen Nassula-Arten ein Bakterienfresser. die *Nassula tricirrata Gelei* selektiert wurde.

Zwei stadtbewohnende Nassulaarten : die phytophage N. rotunda n. sp. und die bakterienfressende, die *N. tricirrata elongata* n. sp. werden eingehend beschrieben (Abb. 1—4). Ein besonderer phylogenetischer Wert ist dem Aufbau der *Nassula tricirrata* zuzuschreiben, da dadurch die Hymenostomata von der Nassulidae glatt abgeleitet werden können. Bei Einstülpung der drei Cirren in eine Mundgrube entsteht nämlich eine Hymenostomata, wobei die nächste Cilienreihe, das rechts vorne stehende Wimperorgan, als Anprallfläche dient.

## LES ORGANISMES VIVANT DANS LES FLAQUES D'EAN DES VOIES PUBLIQUES DE SZEGED

J. Gelei

L'Institut de Biologie Médicale de l'Université de Szeged.

(Resumé)

Sur le territoire habité de la ville on trouve deux sortes d'eaux crasseuses : 1. les flaques temporaires d'origine pluviale, et 2. les rigoles rempli d'eaux crasseuses, plus durables que les antérieures, alimentées par les puits et l'aqueduc. Les eaux de la première categorie contiennent beaucoup de $O_2$, $CO_2$. sont riches en lumière, avec une pH de 5.5—72. Le contenu salin provienne du sol et du souillure, leur duré est courte, dépendent des pluis. Les eaux de deuxiême catégorie sont pauvres en $O_2$. $CO_2$ et en lumière, mais riches en sels et solutions organiques. ont une couleure grose à la suite des suspensions colloidales, et sont durables Le monde vivant de la première categorie est formée par bectéries, Cyanopohycés et Flagellates. Sur ces ètres vivent les autres qui mangent des bactéries et des alges, forment le deuxième niveau oikologique. Le premier niveau est représenté par des ètres d'une nombre des espèces et des individus plus restreint, tandis que ceux de deuxieme niveau sont plus abondantes. Le troisième niveau oikologique est formé par le monde des espèces rapaces, qui vivent sur les antérieures. Enfin un quatriem niveau oikologique abondant est formé par les Suctories. qui consument également les représentents des deux categories antérieures. Comme un facteur selectiv il faut relevé le foulement, que sur les pistes influent les Infusoires encystes. Sur les places, ou le foulement est très vif, les grands Infusoires manquent à la suité de leur émiettement en ètat encysté. D'entre les multicellulaires ces sont seulement les petits Rotatories qui vivent sur ces places, ayant comme on sait le dimension des Infusoires. Les algivores, qui ont un dimension identique, supportent mieux le foulement que les mangeurs des bactéries, forment probablement des cystes plus résistantes. On peut expliquer ainsi, que parmi les Nassules algivores qui vivent dans une énorme quantité, on avait selectioné une espèce de Nassula : *Nassula tricirrata* Gelei, qui à une subespèce, le *N. tricirrata* subsp. *elongata* adaptée à l'eaux que 1, on trouve dans les villes, que l'on peut voir dans les figures. La premiere figure demonstre en detail un phytophage Nassula, bien comportant le foulement.

Le fait que l'espèce de Nassula pourvu avec 3 cirres est devenu mangeur des bactéries, à la signification que par lui on peut établir une relation phylogenetique parmi les Gymnostomidés et les Hymenostomidés, ces derniers étant aussi bactériopheges et pourvus avec 8 membranelles. Il faut concevoir de telle manière, que si l'environ de la bouche de Nassula avec les 3 cirres s'invaginerait dans un creux (c'est l'entonnior boucal), nous est donné une vraie Hymenostomata avec ses quatres membranelles ciliaires, que l'on peut trouvé aussi chez le Nassula tricirrata sous la forme d'une file ciliaire située a la partie droite de la bouche.

Voilà la signification phylogenetique des recherches oikologiques.

# ЖИВЫЕ СУЩЕСТВА В УЛИЧНЫХ ЛУЖАХ Г. СЕГЕД.

Иожеф Гелеи

Медипинско-Биологический Институт

Ун.-та г. Сегед

## (РЕЗЮМЕ)

На заселенной городской территории мы находим грязную воду двух родов: 1. Лужи дождевой воды, недолговечного характера, 2. более долгоср очные канавы с грязной водой, питаемые водой из колодцев и водопровода. Вода |1-ой категории богата $O_2$, $CO_2$, солнечным светом, $pH$ 5–5,5. Содержание соли происходит из земли и загрязнений, его существование краткосрочно и зависит от дождевой воды. 2-ая категория: бедна $O_2$, $CO_3$, солнечным светом, богата солью, органическими растворами, сера от коллоидных взвесей, долговечна. Первый надонный слой 1-ой категории состоит из бактерий и цианофициеев – Флагелланты. Над этим живет, в качестве второго экологического слоя, мир бактерий и водорослеедов. Число видов и особей первых, меньше, вторых, в обоих отношениях, поразительно велико. Третий экологический слой образует мир хищников, живущих за счет второго слоя. Наконец, богатые числом особей »suctoria«, образует такой четвертый слой, который пожирает как растениеедов, так и мясоедов, а сам не имеет противника.

Следует подчеркнуть, в качестве особого фактора подбора, затаптывание, которое влияет при сухой погоде на состояние, замкнутых в цистах микроорганизмов, на местах возникших маленьких луж дождевой воды, на дорожках и тропинках, особенно сильно, когда оно вызвано людскими подошвами и, специально, резинами велосипедов. На сильно затоптанных местах отсутствуют какие бы то ни было крупнотельные протозои, они растерлись в цистообразном состоянии. И многоклеточные остаются при жизни только более мелкие »rotatoria«, которые, как известно, разных размеров с протозоями. Растенееды выдерживают лучше, при тождественных размерах тела, затаптывания, чем бактериоеды. Этим объясняется, что уз живущей под многочисленными видами растениеедной »*Nassula*« выселекционировался вид бакциллоедов: »*Nassula tricirrata Gelei*«, приспособ ленный к городским водам вид который, названный »*N. tricirrata subsp. elongata*«, можно узнать по приложенных к работе рисункам. 1-й рисунок показывает »*N. rotunda n. sp.*«, как растенееда, который лучше всех выдерживает затаптывание.

Факт, что снабженая тремя волосками »*Nassula*« стала бакциллоедом, имеет то важное значение, что мы, вследствие этого, можем легко вывести также три мембранные и также бакциллоедные гименостоматы из гимностоматов, так как, когда область зёва »*Nassula*, и« с тремя волосками выгибается в углубление (это и есть воронкообразный зёв), то появляется гименостомата, который »*prae orale*« (предзев), ресничную кожицу (четвертая мембрана) мы также находим на правом нижнем ряду век в области зёва »*Nassula tricirrata*«. Таково филогенетическое значение экологических исследований.

# MUSCULUS INTERFLEXORIUS

А. Циммерманн

(Поступило 23. X. 1944;)

Исследования по сравнительной миологии не особенно популярны среди ученых, потому что нужный для этого материал трудно доступен, с другой-же стороны, именно, миологические исследования в большинстве случаев затруднительны, длительны и неудобны, а иногда не выдерживают отсрочки вследствие легкой порчи исследуемого материала. Нередко появляются при этих исследованиях новости, функциональные и конституциональные вариации, иногда вредно влияющие на оценку разультатов. Препарирование скальпелем также не всегда достаточно: некоторые мускулы могут быть изолированы и более тонкие между-и внутри мышечные нервные разветвления распознаны, лишь с помощью пинцета и трепанальной иглы, частично под водой.

На качедре анатомии Будалештсного факультета мы занимались с 1913 г сравнительно-миологическими исследованиями, отчасти по инициативе проф. Бурделль — Альфор, особенно принимая во внимание редукцию пальцев ног и изменения выступающие при прямой пальцекоготной походке и положении тела, причем стрежились подробно установить и доказать для отдельных групп мышц, гомологии, с помощью исходных топографических и иннервационных условий, на основании обширного исследуемого материала. Предже всего нас интересовали более сильно развитые у копытных животных сухожилия, сухожильные влагалища, слизистые сумки, мышцы конечностей, глубокие тазовые мышцы, пронаторы, биометрические исследования относительно длины поперечного сечения и веса отдельных мышц, в зависимости от вида животного, породы пола, возраста, высоты тела. Наш институт занимался также мышечиыми связками, сухожильными ветвями далее, развитием мышц, сущностью и причиной окоченемия.

Значительная часть наших работ касается сгибателей пальцев ног, где гомология была не всегда ясно представлена и было также описано несколько вариаций. Сюда относится также ниже описанный *Musculus interflexorius*, называемый М. Каява, *M. interflexorius profundosublimis*, или *M. interflexorius sublimiprofundus*, Элленбергер — Баум-же, определяет его как *M. palmaris longus accessorius*,

Г у р л ь т сравнивает его с *M. palmaris brevis hominis*, Г р а у считает его разгибающей мышцей подошвенной мякоти плотоядных. У человека нельзя её установить, по Ф р о з е и Ф р е н к е л ю гомологон здесь не встречается.

У обеих пара конечностей, как плечевых, так и тазовых находятся кроме поверхностных и глубоких мышц, сгибающих пальцы ног, *Musculi flexores digitales superficiales et profundi*, которые берут начало у *Stylopodium (Humerus, Femur)*, однако, главный своей частью у *Zeugopodium (Antebrachium, Crus)*, меньшая часть начинается у *Basi-* и *Metapodium Autopodium*,а *(Carpus, Tarsus* или *Metacarpus, Metatarsus)* и кончаются у *Acropodium*, еще маленькие, короткие межкостные, мышцы лежащие очень глубоко у *Metacarpus*, а и *Metatarsus*, а : *Mm. interossei*, определяемые В а р д е л е б е н-ом, вследствие ис положения, величины и действия, как *Mm. flexores digitales breves profundi*, *M. interflexorius* находится между поверхностными и глубокими сгибателями пельцев ног.

Поверхностный и глубокий сгибатели пальцев ног является у копытных животных, плотоядных и грызунов, за исключением однокопытных эквидов, — о б щ и м с г и б а т е л е м п а л ь ц е в н о г, так как он связан с несколькими пальцами ноги.

В п л е ч е в ы х к о н е ч н о с т я х, поверхностный сгибатель пальцев, *M. flexor digitalis superficialis* берет начало у сгибательного м ы щ е л к а, *Epicondylus flexorius* плечевой кости, переходит вблизи *Carpus*, а в сильное сухожилие, это поверхностное сухожилие разделяется у плотоядных, как и у человека на четыре ветви для 2—5. пальца; у жвачных и свиней на две ветви для 3. и 4. пальца, у однокопытных оно остается нерасчлененныи и кончается, как и остальные сухожильные ветви у волярной плоскости второго сустава пальца, после того как оно просверлено у первого пальцевого сустава соответствующим сухожилием глубокого сгибателя пальцев, отсюда название *M. flexor. dig. perforatus*. Иннервируется он *Nervus medianus*.

Глубокий сгибатель пальцев, *M. flexor digitalis profundus* покрыт поверхностными. Его *Caput humerale* берет начало у сгибательного мыщелка *Humerus*'а и имеет три брюшка, *Caput radiale* начинается у средней трети лучевой кости, *Caput ulnare* берет начало у олекранона. Исходящие от трех головок сухожилия, соединяются у дистального конца предплечия в общее глубокое сгибательное сухожилие, которое разделяется у *Metacarpus*'а на 5 ветвей у плотоядных, у свиньи на 4, у жвачных на 2, у лошади оно остается нерасчлененным;

эти ветви просверливают у первой фаланги соответствующие ветви *M. flexor digitalis superficialis*'а и кончаются при третьем суставе пальцев. *Caput radiale* и средне-дистальный отрезок *Caput humerale* иннервируется *N. medianus*'ом, *Caput ulnare* и проксимо-латеральная часть *Caput humerale* — *N. ulnaris*'ом.

Межкостное мускулы, *Mm. interossei*, или короткие, глубокие сгибатели пальцев ног, *Mm. flexores digitales profundi breves* берут начало у проксимального конца метакарпальной кости и кончаются у сесамовидной кости первого пальца ноги. У свиньи и плотоядных они мясистые, у жвачных и лошади переходят в сухожильные ветви, у последних сливаются оба межкостные мускулы в *M. interosseus medius* (верхняя связка »*ossa aequalia*«), или связка подвешивающая *ossa aequalia*, называемые также сгибателями бабки. Иннервируются *N. ulnaris*'ом. *Mm. lumbricales (fidicinales hom)* лежат между сухожилиями обоих сгибателей пальцев берут начало у дистальной трети плюсны, сбоку, между обоими сухожилиями сгибателя пальцев.

У тазовых конечностей берет начало поверхностный сгибатель пальцев, *M. flexor digitalis pedis superficialis* из *Fossa plantaris* ляжечной кости переходит и около середины голени в сухожилие, покрытое в начале ахиллесовым сухожилием, затем поворачивает медиально около него и лежа на нем, доходит до плюсны, далее *Tuber*'а *calcanei*, соединеные с ним крепкими волокнами и проходит тонко так-же, как соответствующее сухожилие пясти.

У лошади этот сгибатель пальцев почти совсем жилистый. У человека ему соответствует *M. plantaris* и *M. flexor digitorum pedis brevis*. Иннервируется *N. tibialis*. Глубокий сгибатель пальцев, *M. flexor digitalis pedis profundus* на задней плоскости большеберцовой кости состоит из трех частично соединенных мышц *M. tibialis posticus*, *M. flexor digitalis pedis longus* и *M. flexor hallucis longus*, сухожилия которых соединяются у лошади, жвачных и свиньи в одно конечное сухожилие, однако остаются раздельными у человека и плотоядных.

*M. hallucis longus* лежит глубже всех, непосредственно у задней плоскости большеберцовой кости *(Tibia)* покрытый *M. tibialis posticus* медиально к обоим расположен *M. flexor digitalis pedis longus* ; у плотоядных, однако *M. tibialis posticus* находится в глубине между обоими другими. *M. flexor hallucis longus* и *M. tibialis posticus* переходят вблизи *Tarsus*'а каждый в отдельные сухожилия, которые соединяются у лошади, жвачных и свиньи еще повыше *Tarsus*'а в одно сухожилие доходящее до *Metatarsus*'а над разгибающей поверхностью *Tarsus*'а и здесь включает в себя сухожилие *M. flexor digitalis pedis longus*'а,

которое дошло сюда от медиальной стороны *Tarsus*'а и, образует вместе с двумя остальными, глубокое пальце-сгибающее сухожилие. *M. tibialis posticus* плотоядных слаб, его сухожилие остается разделенным и кончается у медиальной стороны *Tarsus*'а (у $T_c$ и $T_t$). У человека сухожилия всех трех мышц остаются разделенными. Глубокое пальце-сгибающее сухожилие проходит, как у пястья. Глубокое пальце-сгибательные сухожилие иннервируется также *N. tibialis.*

Межкостные мышцы, или короткие, глубокие сгибатели пальцев, *Mm. interossei s. Mm. flexores digitales pedis profundi breves* в тазовых конечностях показывают схожую картину с условиями в которых они находятся в плечевых конечностях.

После этого кратко набросанного описания сгибателей пальцев я хотел-бы перейти к с о е д и н е н и я м сухожилий сгибателей пальцев, описания которых кажутся частью недостаточными, частью не совсем ясными. К этому присоединяется еще и то обстоятельство, что была сюда примешана проблема *M. palmaris longus* и *M. palmaris brevis*, Г у р л ь т причисляет сюда даже *Mm. lumbricales* эти дериваты кожных мышц. Предже всего, я хотел-бы выяснить вопрос *M. palmaris longus* и *brevis* и их отношение к *M. interflexorius.* — *M. palmaris longus*, одна из немногих мышц, лежащих поверхностно на всем своем протяжении. У человека он берет свое начало у *Epicondylus flexorius* плечевой кости, как короткая, стройная веретенообразная мышца и продолжается с середины предплечья в виде длинного сухожилия (у него нет сухожильного влагалища) и проходя дальше в в и д е с л о ж е н н о й в д в о е м *fascia* предплечия, теряется в *Aponeurosis palmaris*, которую оно натягивает своим сжиманием и тем самым, посредственно, принимает участие в сгибании руки.

Согласно Ф р о з е и Ф р е н е л ь ю едва-ли существует другая мышца, которая проявляла-бы подобное непостоянство, относительно места своего исхода, положения, величины и даже наличия. Согласно Л е н х о ш е к у это одна из самых изменчивых мышц, отсутствующая у человека в 20°₀-ов случаев, с обеих сторон, в 25°₀, с одной стороны, чаще у женщин, чем у мужчин. *Aponeurosis palmaris* однако, находится всегда наличии, дажь тогда, когда м ы ш е ч н о е брюшко *palmaris*'а вырождается. *M. palmaris longus* инневируется *N. medianus*'ом. Часто наблюдаемую разновидность *M. palmaris longus*'а представляет *M. palmaris profundus* переходящий в сухожилие *M. flexor digitalis profundus.* В сравнительной, (ветеринарной), анатомии, говоря о пяти головках глубокого сгибателя пальцев (из которых три приходятся на *Caput humerale)* обыкновенно считают с о о т в е т с т в у ю щ и м *Caput*

*ulnare* и *M. palmaris longus*, тогда как *Caput radiale* самая слабая головка должна якобы соответствовать *M. flexor pollicis longus hominis* (Эуссдорф, Мартин, Агдур). Я хотел бы, однако, пользуясь случаем, возразить против этого мнения. Ульнарную головку *M. flexor digitalis produnfus*'а иннервирует всегда *Nervus ulnaris*, тогда как *M. palmaris longus*, как я только что упомянул — *Nervus medianus*. Кроме того *M. palmaris longus* лежит поверхностно (см. выше) *Caput ulnare*, напротив, лежит глубоко прижатый к локтевой кости и соединен с передней дорсальной более глубокой частью общего пальце-сгибательного сухожилия. У копытных можно установить поверхностные остатки *M. palmaris longus*'а и притом совершенно отделенные от *Caput ulnaris*'а глубокого сгибателя пальцев. У *Subungulata* напр. южно-африканских скальных борсуков (Мугах) и гипопотама встречается рядом с *Caput ulnare musculi flexoris digitalis profundi* еще и хорошо развитый *M. palmaris longus* (Каява).

Многие наблюдения говорят за то, что *M. palmaris longus* имеет две составные части, которые иннервируются двумя нервами, *N. medianus*'ом и *N. ulnaris*'ом. Обе составные части могут быть расположены совершенно раздельно рядом друг с другом, или-же одна или другая из частей может слиться с соседней мышцей. Так напр. локтевая часть *M. palmaris longus*'а часто присоединяется к *M. flexor carpi ulnaris-у*, как у слона и у гипопотама (Каява). Напротив того, у копытных неимеющих самостоятельного *M. palmaris longus*'а *(Equus, Tapir, Ovis Bubalus)*, лучевая часть *M. flexor carpi ulnaris*'а может отделиться и расположиться апоневротично на волярной поверхности *Carpus*'а подобно тому как *Aponeurosis palmaris* других млекопитающих животных. Эти волокна *M. flexor carpi ulnaris*'а можно считать принадлежащими к *M. palmaris longus*'у.

По наблюдениям Каява, с поверхности *M. flexor digitalis*'а берет начало у некоторых копытных животных *(Alces, Rangifer, Neotragus, Cervus, Zebra)* сухожилие, которое проходит дистально, как сухожилие *M. palmaris*'а. Оно также иннервируется *N. medianus*-ом. В этих случаях срастаются, следовательно, остатки *M. palmaris longus*'а с *M. flexor digitalis superficialis*. Агдур называет эти остатки мышец — *M. tensor fasciae metacarpi*.

*M. flexor digitalis profundus* берет начало у человека у локтевой кости и лишь редко становится утолщением *Epicondylus flexorius*'а плечевой кости. Вследствие этого, *Caput ulnare* глубокого сгибателя пальцев соответствует скорее этому *Flexor digitalis profundus*'у человека, чем *M. palmaris profundus*'у.

О *M. palmaris brevis* утверждает Гурльт, что он соответствует *M. interflexorius*'у. *Palmaris brevis* является мышцей гипотенара, поверхностная мякоти мизинца у человека, плоский мускулистый слой, образованный несколькими уложенными в жиру, трапециевидными пучками мышец, которые берут начало у ульнарного края *Aponeurosis palmaris*'а проходят вопёрек над гипотенаром и теряются в коже у ульнарного края руки. Сжимание *brevis*'а производит в коже мякоти мизинца продолговатое морщинистое углубление. *M. palmaris brevis* иннервируется *N. ulnaris*'ом. По Гурльт-у, Зуссдорф упоминает, что *M. palmaris brevis* берет начало у плотоядных, а также у свиньи у *Carpus*'а на латеральном краю дорсальной плоскости поверхностного сгибателя пальцев; его полуоперенное маленькое мышечное брюшка состоит из мускулистых волокон, прикрепленных к ветви глубокого сгибателя пальцев, идущей к пятому пальцу, к его сухожильному влагалишу и к кольцевой связке; *M. palmaris brevis* расположен, следовательно, лишь до известной степени, схоже с *Interflexorius*'ом, а кроме того иннервируется иначе, чем *Interflexorius*. У кошек удалось и нам ,показать в ульнарной запястной мякоти соответствующие *M. palmaris brevis*'у пучки мышец, которые могут приводить в движение эту латеральную мякоть, однако не соответствуют *M. interflexorius*'у а являются настоящим *M. palmaris brevis*.

Оговаривя сгибатели пальцев, я нарочно не говорил о укрепляющих сухожилиях, названных Шмальцем *Caput tendineum* потому что они не помещаются между сухожилиями *interflexor*'а, а простираются от скелета к сгибателям пальцев, в частности в плечевой конечности от медиального края радиуса, ниже его середины к поверхностному сгибателю пальцев и от средней трети *Metacarpus*'а к глубокому сгибателю пальцев ; в тазовой конечности, поверхностных сгибатель пальцев не имеет укрепляющего сухожилия, с глубоким сгибателем пальцев соединяется около середины *Metacarpus*'а идущая от задней поверхности *Tarsus*'а более слабое укрепляющее волокно.

Относительно всех этих сухожилиевидных укрепительных связок называемых *Caput tendineum* было установлено, что они не являются сухожилиями, а дериватами мышцево-связочный фасций, натягивающими связками, функциональными утолщениями фасций (см. Циммерманн: »О функциональном строении фасций«. Математический и естественно-научный указатель Академии LVIII. 1939).

После того, как было выяснено, в до сих пор изложенном, частью на основании данных литературы, частью-же на основании собственных исследований, что принимаемые за *M. interflexorius* мышцы, сухожилия, мышцевые связки ему не соответствуют, рассмотрим теперь точнее, где и как и у какого рода животных появляется эта загадочная мышца.

У эквидов, как и у человека эта мышца не встречается, а также не находим здесь соответствующего ей гомологона. У парнопалых *Artiodaktyla* находим *M. interflexoris* в нескольких разновидностях, как у жвачных, *Ruminantia*, так и у свиней, *Suida*.

У жвачных животных можно различить двоякие *Mm. interflexorii* в плечевой конечности, как у рогатого скота, так и у овец и коз. *M. interflexoris proximalis* исходит из *M. flexcr digitalis superficialis* и соединяется с *Caput humerale M. flexor digitalis profundus*'а у жвачных (как и у свиней) поверхностный сгибатель пальцев раскалывается в самом начале на два брюшка, исходящее из поверхностного брюшка сухожилие проходит снаружи *Ligamentum carpi volare superficiale* к *Metacarpus*'у, тогда, как другое сухожилие из глубокого мышечного брющка, исходящее также из дистального конца плеча, тянется к *Metacarpus*'у под покрывающим его, поверхностным волярным *ligamentum*. Из глубокого брюшка тянется однако, раньше его перехода в сухожилие, пучек — мускулистый у молодых животных, телят и жилистый у старших животных — к *Caput humerale* глубокого сгибателя пальцев : это и есть *M. interflexorius proximalis* который я описал в моем учебнике анатомии (1939). Сухожилие, берущее начало в поверхностном брюшке поверхностного сгибателя пальцев, просверливает, достигши *Metacarpus*'а (по ту сторону *Ligamentum carpi volare superficiale)* утолщенное здесь продолжение *Fascia antebrachii*. Продолженное от глубокого брюшка поверхностного сгибателя пальцев, сухожилие проходит под повераностной волярной связкой *Carpus*'а в углублении глубокого пальце-сгибательного сухожилия, здесь соединяет сухожилия поверхностного и глубокого сгибателя пальцев маленький пучек мышец *M. interflexorius distalis ;* его я в моем выше упомянутом учебнике анатомии еще не описал, а только сращение сухожилий исходящих из обоих мышечных брюшек поверхностного сгибателя пальцев у середины *Metacarpus*'а затем их разделение на две сухожильные ветви, которые поддерживаются укрепляющими пучками *M. interosseus medius*'а. Выше луча поверхностное пальце-сгибательное сухожилие охватывает влагалищеобразно глубокое пальце-сгибательное сухожилие, проходит через кольцевую

связку и укрепление фасции и привязано еще поддерживающей связкой к кости луча, пока, наконец, не примкнет разделенное на три более или менее обособленные ветви, к венечной кости *(Os phalangis secundae)*. В качестве препарационного материала для этих исследований, было употреблено в течение последних 12-ти лет, 5 развитых оволосенных телячих зародышей, э коровы и 2 вола.

В тазовых конечностях жвачных нельзя было установить *M. interflexorius*,а.

У свиньи встречаются в плечевых конечностях между обоими сгибателями пальцев такие-же соединения, как у жвачных животных. Поверхностных сгибатель пальцев у свиньи, делится сейчас-же после своего начала у *Epicondylus flexorius*'а плечевой кости, на два брюшка, которые подолжаются от *Carpus*'а в виде сухожилий. Сухожилие поверхностного брюшка появляется также и здесь у внешней проверхности *Ligamentum carpi volare superficiale* на *Metacarpus*'е, тогда как сухожилие глубокого брюшка проходит под этой связкой над *Carpus*,ом; первое доходит до латерального, второе до медиального главного сухожилия и прикрепляются к венечной кости, по пути к ней их удерживает в их положении у лучевого сустава кольцевая связка, соответствующее глубокое пальце-сгибательное сухожилие трубообразно ими обхвачено. Глубокое брюшко поверхностного сгибателя пальцев соединяют с сухожилием глубокого сгибателя пальцев в середине плеча, два мускулистые и один жилистый пучек, образующие верхнюю группу *Interflexorius*,ов; *Mm. interflexorii proximales*, они тянутся от дорсальной поверхности глубокого поверхностного сгибателя пальцев, наискось, в дорсально-дистальном брюшк анаправлении к сухожилию *M. flexor digitalis profundus*'а Каява назвал его, *M. interflexorius sublimis profundus* прежде определяли — ошибочно — поверхностный, вместо *superficialis-sublimis*) Агдур описал слабый пучек мышец, который простирается от дорсальной поверхности поверхностного сгибателя пальцев у свиней, под *Epicondylus medialis (flexorius)* плеча к *Caput radiale* глубокого сгибателя пальцев; он наблюдал похожее соединение между сгибателями пальцев овцы, которое считали разновидностью пучка мышец, ведущего к глубокому пальце-сгибательному сухожилию.

Определение »*interflexorius*« введено М. П. и. т. ц. о. р. н. о. назвавшего таким образом все поверхностные и глубокие сгибатели пальцев (С. Швальбе, Годичный Отчет 1905). Дистальные *Interflexorii* смешивали также с *Mm. lumbricales* (Мюллер, Гурльт), однако ни их положение, ни их исход, или прикрепление не оправдывают этого.

Также незвание *M. accessorius ad flexorem longum* совершенно ошибочно, так как *M. flexor digitalis longus* находится в тазовой конечности, где между сгибательями пальцев свиньи и жвачных не встречается мускулистого соединения; наздание *M. accessorius* уже присвоено пучкам мышец, встречаемым плантарно на глубоких сгибательных сухожилиях тазовых конечностей кошек.

В плечевой конечности свиньи встречается еще типичное соединение между сгибателями пальцев, *M. interflexorius distalis*, который простирается вверх от сухожилия глубокого брюшка *M. flexor digitalis superficialis* до начальной части сухожилия *M. flexor digitalis profundus.*

Его направление дистальное, от волярной поверхности глубокого сгибателя пальцев к сухожилию поверхностного сгибателя пальцев, так что *M. interflexorius distalis* имеет противоположных пробег пробегу *Mm. interflexorii proximales.* Потому Каява назвал, не очень удачно, *M. interflexorius distalis, M. interflexorius profundo-sublimis*'ом, а проксимальный — *M. interflexorius sublimiprofundus*'ом, (см. выше) Гурльт, Шово—Арлуен—Лесбр, Франк и другие рассматривали дистальный *M. interfelexorius* свиней, ошибочно, как *Mm. lumbricales.*

Эти исслеводания *M. interflexorius*'а были произведены на 6 свиньях.

Большего внимания заслуживали *Mm. interflexorii* плотоядных, так как они здесь встречаются в другом порядке и миологические условия является несколько более сложными, вследствие пентадактилии и прямого дигитального хода.

Сильный плоский *M. flexor digitalis superficialis* лежит в плечевой конечности собаки, в противоположность соответствующим мыщцам копытных животных, совсем поверхностно, в предплечьи каудо-медиально, непосредственно под кожей, покрытый *Fascia antebrachii* и покрывает, кроме *M. flexor digitalis profundus* еще *M. flexor carpi ulnaris.* Он берет начало, в виде короткого сильного сухожилия у *Epicondylus flexorius* плечевой кости, его мышечное брюшко продолжается немного выше *Carpuj*sа поверхностным пальце-сгибательным сухожилием, у более крупных собак широким на 1 см и толстым на 0,5 см. Оно простирается у волярной поверхности *Carpus*'а снаружи *Ligamentum carpi volare transversum do Metacarpus*'а, этой сильной, толстой связкой оно отделено от глубокого пальце-сгибательного сухожилия. Оно расширяется у проксимальной трети *Metacarpus*'а и раскалывается затем на четыре сухожильные ветви для 2—5 пальцев у ног, которые прикрепляются к проксимальному краю второй фаланги

пальцев, после того, как они еще раньше »просверливаются« глубокими пальце-сгибательными сухожилиями подобно тому, как у копытных животных. У лучевого сустава они соединены кольцевой связкой с глубокими пальце-сгибательными сухожилиями.

Глубокий сгибатель пальцев, *M. flexor digitalis profundus* занимает в плече собаки самое глубокое положение так, что он покрыт нетолько поверхностным сгибателем пальцев, но и *M. flexor carpi radialis*'ом, а также *M. flexor carpus ulnaris*'ом. Его *Caput humerale* берет начало у *Epicondylus flexorius*'а плечевой кости, проходит дальше между обоими другими головками и соединяется с ними, немного выше *Carpus*'а переходит в глубокое пальце-сгибательное сухожилие. *Caput radiale* самая слабая из трех головох, лежит каудо-медиально; повыше *Carpus*'а она соединяется с вышеоговоренным сухожилием, однако вскоре отделяется от него и примыкает к первой фаланге первого пальца ноги. Согласно Агдуру Элленбергер—Бауму и Мартину *Caput radiale* якобы гомологично поэтому с *M. flexor pollicis longus hominis*, тогда как Кайва рассматривает ето сухожилие лишь как отколовшуюся ветвь общего сухожилия глубокого сгибателя пальцев, предцазначенную для первого пальца, что и кажется приемлемым.

Наконец *Caput ulnare* лежит каудо-латерально со своим плоским мышцевым брюшком, более сильным, чем *Caput radiale*, исходя из олекранона и переходит в дистальной четверти плеча в общее сухожилие глубокого сгибателя пельцев. Это *Caput ulnare* Франк, Мартин, Элленбергер—Баум а также Барделебен и Агдур гомологизируют, как я уже намекнул, с *M. palmaris longus* однако, оно могло бы быть по своему положению, в крайнем случае, лишь его вариацией т. е. *M. palmaris profundus*, хотя его иннервация также говорит против этого, так как *Caput ulnare* глубокого сгибателя пальцев иннервируется *N. ulnaris*'ом, а *M. palmaris longus* — *N. medianus*'ом. Глубокое пальце-сгибательное сухожилие собаки примыкает под *Ligamentum carpi volare transversum* над *Carpus*'ом к *Metacarpus*'у, где оно сильно расширяется и уже в проксимальной трети *Metacarpus*,а перебрасывает медиально слабую ветку к первому пальцу; затем главное сухожилие раскалывается на четыре части для 2—5-го пальца. В дальнейшем пробеге эти сухожилия выказывают явления подобные описанным выше.

У волярной поверхности *Metacarpus*'а встречаются, кроме сгибателей пальцев, еще следующие мышцы: *M. interflexorius, Mm. lumbricales, M. flexor digitalis brevis (M. palmaris brevis, Mm. interossei)* далее

приводящие и отводящие и сгибатели первого, второго и пятого пальца.

Из них *M. interflexorius*'у плотоядных самый длинный. Он исходит из дистальной четверти плена, из латеральной стороны *Caput*,а *humerale* от глибокого сгибателя пальцев, из сечения его волярного сухожилия. Его стройное мыщцевое брюшко переходит у *Carpus*,а в тонкое сухожилие, которое доходит, между обоими пальце-сгибательными сухожилиями, однако, под *Ligamentum carpi volare transversum do Metacarpus*'а и в его середине, раскалывается — у собаки чаще всего на две, реже, как у кошки, на три — нитеобразные ветки, которые затем соединяются с ветвью поверхностного сгибателя пальцев, примыкающей ко второму, третьему или-же четвертому пальцу. Эта мышца соответствует, повидимому, описанному у жвачных и свиней *M. flexorius digitalis*'у названному Каява'он *M. interflexorius profundo-sublimis*, тогда как Франк и Гурльт рассматривали его, как гомололон *M. palmaris longus hominis*'а (см. выше). Элленбергер—Баум называет его *M. palmaris longus accessorius*. Зуссдорф описал правильно, в своем отличном учебнике, пробег *M. interflexorius*,а его соединение с ветвями сухожилия *M. flexor digitalis superficialis*'а примыкающими ко 2., 3. и 4. пальку, его начало, однако, он не вывел от *Caput humerale M. flexor digitalis profundus*,а но от *Caput ulnare*, которое общепринято в сравнительной ветеринарной анатомии считать гомогогичным с *M. palmaris longus*'ом. *M. interflexorius* иннервируется в плечевой конечности плотоядных *N. medianus*'ом (*Caput ulnare* глубокого сгибателя пальцев — *N. ulnaris*'ом). *M. interflexorius* содействует при сгибании 2., 3. и 4. пальцев.

*M. interflexorius proximalis* не встречается у плотоядных. *Mm. lumbricales* плечевой конечности плотоядных являются маленькими, цилиндрическими, бледно-красными мышцами, лежащими между поверхностными и глубокими пальце-сгибательными сухожидиями на ведущих к 3., 4. и 5. (у кошек также ко 2-му) пальцу сухожильных ветвях глубокого пальце-сгибательными сухожилиями прикрытыми фасцией. Потому Шово—Арлен—Лесбр, Франк, а после них, и другие рассматривали *Mm. lumbricales*, которые отсутствуют у жвачных, а у свиньи существует лишь медиальный у второго пальца — как *Mm. interflexorii*. У плотоядных исходят все три (четыре) *Mm lumbricales* апоневротично из места разделения глубокого пальцесгибательного сухожилия, затем они тянутся дистально, между каждыми двумя ветками глубокого пальце-сгибательного сухожилия их мышечное брюшко переходит в тонкое сухожилие которое подходит под соответствующую ветку глубокого пальце-сгибательного

сухожилия и кончается у *Ligamentum intersesamoideum*. Так как они не переходят в поверхностный сгибатель пальцев, то их нельзи рассматривать, как настоящие *Mm. interflexorii*, а только вследствие их соседнего положения. *Mm. lumbricales* иннервируются *N. ulnaris*-ом.

Короткий сгибатель пальцев, *M. flexor digitalis brevis* сгабая мышца, берущая начало у латерального края дорсальной поверхности глубокого сгибателя пальцев, переходит, сопровождая ведущую к 5-ому (у кошки к 4. и 5-ому) пальцу ветку сгибательного сухожилия, в плоское сухожилие и кончается у 5-ого (у кошки 5. и 4-ого) метакарпофалангового сухтава у кольцевой связки, согласно Грау'у также у сухожильного влагалища глубокого сгибателя пальцев. Гурльт рассматривает короткий сгибатель пальцев плотоядных, как соответствующую *M. palmaris brevis hominis* гомологическую мышцу, которую он, однако, с другой стороны считал *M. flexorius*'ом (см. выше). Так как эта мышца не соединяет обоих сгибателей пальцев друг с другом, то её нельзя считать *M. interflexorius*'ом. *M. palmaris brevis* кошки, приводящий в движание мякоть подошвы, оговорен уже раньше. Межкостные мышцы, *M. interossei* выступают в числе четырех у *Metacarpus*'а плотоядных, где они лежат на волярной поверхности 2—5-ой пястевой кости на ветви сухожилия глубокого сгибателя пальцев. У плотоядных они сравнительно сильно развиты, так сильно, что соседние даже касаются друг друга. Они берут начало у проксимального конца 2—5 пястной кости и на *Ligamentum carpi volare profundum*; после краткого пробега каждая их межкостных мышец раскалывается и примыкает, наконец, уже ввиде сухожилия к сесамовидной кости соответствующего метакарпофалангового сус тава. Межкостные мышцы у плотоядных почти до конца мясистые и принимают участие в волярном сгибании. Каява назвал их потому *Mm. flexores digitales profundi breves*. Они иннервируются глубокой ветвью *N. ulnaris*'а.

Я не хотел-бы шире распространяться об остальных пястевых мышцах, приводящих, отводящих и сгибателях вторых и пятых пальцев, как стоящих несколько дальше от рассматриваемого предмета.

В тазовой конечности плотоядных выступает поверхностный сгибатель пальцев, *M. flexor digitalis pedis superficialis*, как сильная мясистая, в большей своей части покрытая *M. gastrocnemius*-ом, мышца, проросшая многими сухожильными волокными. Она берет начало у *Planum popliteum* частично сросшись с латеральной головкой *M. gastrocnemius*'а кроме того у латеральной сесамовидной кости Везалиуса. Около середины *Tibia* она переходит в сухожилие

5—6 мм шириной, которое окружает медиальную сторону Ахиллесового сухожилия и прикрепляется, расширившись шапочкообразно к *Tuber calcanei*'у. Часть её, однако, протягивается дальше, в качестве поверхностного пальце-сгибательного сухожилия, кроме того в ней вустыпают более или менее многочисленные мышцевые волокна, образующие *M. flexor digitalis pedis brevis* (не следует смешивать с коротким сгибателем пальцев плечевой конечности *M. flexor digitalis brevis*'и, тем паче, с теми межкостными мышцами, которые Каява назвал *Mm. flexores digitales profundi breves)*. Дойдя до *Metacarpus*,а поверхностное пальце-сгибательное сухожилие плотоядных раскалывается на две ветви, которые дальше опять раскалываются и, подобно как поверхностное пальце-сгибательное сухожилие плечевой конеч ности, ведет к 2—5 пальцу. По общепринятому мнению, часть поверхностного сгибателя пальцев, прикрепленная к *Tuber calcanei*, соответствует *M. plantaris hominis*, следующая-же за ним дистально часть гомологична с *M. flexor digitalis pedis brevis*-ом. Поверхностный сгибатель пальцев у ног иннервирует *N. tibialis.*

Сильный глубокий сгибатель пальцев тазовой конечности плотоядных *M. flexor digitalis pedis profundus*, лежит у плантарной поверхности большеберцовой кости и состоит лишь из двух частей, *M. flexor hallucis longus* и *M. flexor digitalis pedis longus*. Латерально лежащий *M. flexor hallucis longus* берет начало в приблизительно 3/5 части *Fibula*'и, большей частью однако, у плантарной поверхности *Tibia* вблизи *Tarsus*'а он переходит в сухожилие, 2—3 см. шириной и 1—1,5 см. толщиной, которое, проходя через соответствующий *Sulcus* пяточной кости присоединяет к себе более слабое сухожилие *M. flexor digitalis pedis longus*'а и раскалывается в виде глубокого пальце-сгибательного сухожилия у *Metatarsus*'а на четыре ветви, которые потом показывают схожие явления как глубокий сгибатель пальцев плечевой конечности. Более слабый, лежащий медиально *M. flexor digitalis pedis longus*, короткая плоская мышца, которая берет начало у *Capitulum fibulae* и *Lineae popliteae*, большеберцовой кости, вскоре переходит в тонкое сухожилие, с еще более тонким сухожилием *M. tibialis posticus*'а доходить до *Tarsus*'а и соединяется с сухожилием *M. flexor hallucis longus*,а.

*M. tibialis posticus* является у плотоядных совершенно обособленным от обоих головок глубокого сгибателя пальцев. Это медиально лежащая в глубине, слабая и покрытая *M. flexor digitalis pedis longus*'ом — мышца, которая берет начало у проксимального конца *Fibula*'и; вскоре переходит в тонкое сухожилие и, достигши каудо-медиально

рядрм с сухожилием длинного сгибателя пальцев, подобно как у человека, растворяется в медиальных связках тарсального сустава, у кошки, однако, примыкает к проксимальному концу второй плюсневой кости. Эта мышца иннервируется также, как обе головки глубокого сгибателя пальцев, *N. tibialis*'ом.

Среди мышец, лежащих у плотоядных у плантарной поверх ности *Metatarsus*'а, межкостные мышцы *M. interossei* приводящие вторых и пятых пальцев *Mm. adductores digiti secundi et quinti* далее *Mm. lumbricales* схожие обстоятельства, как и в плечевой конечности, упомянутые последними, *Mm. lumbricales* оказываются, однако, часто сильнее, особенно средний, тогда как один, боковой, может и отсутствовать.

*Musculi interflexorii*'у *Metatarsus*'а плотоядных напоминают воистину *Mm. lumbricales*, которые также лежат между сухожилиями поверхностных и глубоких сгибателей пальцев, чем об'ясняется, что Шово, а также другие, рассматривали *Lumbricales*, как *Mm. interflexorii.*

Из плантарной поверхности глубокого пальце-сгибательного сухожилия, ихсодят в середине *Metatarsus*,а два плоских, сравнительно сильных *Mm. interflexorii*, которые тянутся к ведущей к третьему и четвертому, (у кошки еще и к пятому) пальцу, ветви поверхностного сгибателья пальцев и соединяются с ним на высоте первой фаланги пальцев. Между этими обоими *Interflexorii*, коротые, повидимому, соответствуют *M. interflexorius distalis* и между поверхностными ветками пальце-сгибательного сухожилия оказывается плоское сухожильное волокно, которое берет начало вместе с *Mm. flexorii* у глубокого пальце-сгибательного сухожилия и тянется к плантарной мякоти, Цитцшман называет его натягивающим сухожилием плантарной мякоти, Брюль длинным плантарным натягивателем, у первого пальцевого сустава оно раскалывается на две ветки, которые теряются своими волокнами в боках плантарной мякоти.

У *Matetarsus*,а плотоядных находится еще *M. quadratus plantae (Caro quadrata Sylvii)*, который берет начало у латерального связочного бугорка пяточной кости и у латеральной боковой связки сустава *Tarsus*'а тянется наискось в медиальном направлении и переходит своим тонким сухожилием в верхней трети *Metatarsus*'а в глубокое пальце-сгибательное сухожилие. Это незначительная мышца которой Грау даже не упоминает, а Цитцшманн рассматривает как *Caput plantare M. flexoris digitalis*'а.

Зейферле выделил относительно первого пальца, так наз. »волчьегокогтя« у задней лапы, кроме разгибателей и сгибателей пальцев этого »сверхкомылетного« пальца, еще особенный *M. flexor hallucis brevis*. Среди исследованных с нашей стороны 12 собак различной расы, величины, возраста и пола, нельзя было установить такой мышцы.

## ЛИТЕРАТУРА


1. *Agduhr E.:* Beitrag zur Kenntnis der volaren Muskeln am Vorderarm des Schweines. Anatomischer Anzeiger, Bd. 45. 1914.
2. *Agduhr E.:* Anatomische, statische und experimentelle Untersuchungen über den *N. medianus* und *N. ulnaris*, Anatomische Hefte Bd. 42.
3. *Bardeleben K.:* Über die Hand- und Fussmuskeln der Säugetiere, Anatomischer Anzeiger Bd. 5.
4. *Baum H.:* Muskeln am Metacarpus und Metatarsus. Berliner Tierärztliche Wochenschrift, 1902.
5. *Baum—Zietzschmann:* Anatomie des Hundes. 2. Auflage, 1. Band. Berlin, 1935.
6. *Bodnár—Medveczky—Petőcz:* Összehasonlító izomtani vizsgálatok. (Vergleichende myologische Untersuchungen). Állatorvosi Lapok, 1926.
7. *Chauveau—Arloing—Lesbre:* Traité d'anatomie comparée des animaux domestiques, Paris, 1905.
8. *Ellenberger—Baum:* Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. Berlin, XVIII. Auflage, 1943.
9. *Frohse—Fränkl:* Die Muskeln des menschlichen Armes. In Bardelebens Handbuch der Anatomie des Menschen. II. Bd. 2. Abt.
10. *Gegenbaur C.:* Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. VII. Aufl. Berlin, 1899
11. *Grau H.:* Die Innervation der Gliedmassenmuskeln des Pferdes. Archiv für Tierheilkunde. Bd. 68.
12. *Gurlt E. F.:* Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haussäugetiere. IV. Auflage. Berlin, 1860.
13. *Heidsieck E.:* Elastisches Band der Sehne des tiefen Zehenbeugers. Anatomischer Anzeiger. Bd. 38.
14. *Kadletz M.:* Muskulatur der Beckengliedmasse des Pferdes und Rindes. Zeitschrift für Anatomie. Bd. 95.
15. *Kajava:* Die volare Handmuskulatur. Acta societ. Medicin. Fennie. Duodecim 4. Helsinki.
16. *Kajava:* Über die Homologisierung einiger Muskeln der Hand unserer Haussäugetiere. Anatomischer Anzeiger. Bd. 55.
17. *Kovács J.:* A házimacska, *Felis domestica Briss.*, skeletizmai. (Die Skelettmuskel der Hauskatze). Közlemények az összehasonlító élet- és kórtan köréből. 26. 26. B., 1939.
18. *Lenhossék M.:* Az ember anatómiája. (Die Anatomie des Menschen). 2. Bd. Budapest, 1930.
18. *Martin—Schauder:* Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. II. Auflage. Stuttgart, 1918.
20. *Pizorno M.:* *Musculi accessorii ad flexorem perforatum.* Schwalbes Jahresbericht, 1905.
21. *Seiferle K.:* Atavismus und Polydaktylie der hyperdaktylen Hinterpfoten des Haushundes. Gegenbaurs Morphologische Jahrbücher, Bd. 57. 1927.
22. *Sussdorf M.:* Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. Bd. I. Stuttgart, 1895.
23. *Ziegler H.:* Die Innervationsverhältnisse der Beckenmuskeln bei Haustieren. Morphologisches Jahrbuch. Bd. 68. 1931.

24. *Zimmermann Á.*: A ló ujjhajlító inainak functionális szerkezete. (Die funktionelle Struktur der Zehenbeugesehnen des Pferdes). Matematikai és Természettudományi Értesítő. 48. Bd. 1931.

25. *Zimmermann Á.*: Über den Bau der Fascien. Deutsche Tierärztliche Wochenschrift. 42. Zietzschmann-Festnummer, 1939.

26. *Zimmermann Á.*: A középideg, *nervus medianus*, összehasonlító anatomiájához. (Zur vergleichenden Anatomie des *Nervus medianus*). Közlemények az összehasonlító élet- és kórtan köréből. Bd. 39. 1941.

27. *Zimmermann Á.* und *G.*: Háziállatok anatomiája. (Anatomie der Haustiere.) III. Auflg. 1. u. 3. Bd. Budapest, 1939.

## MUSCULUS INTERFLEXORIUS

*Á. Zimmermann*

### *ZUSAMMENFASSUNG*

Die verschiedene Beschreibung und Benennung, bzw. die verschiedene Homologisierung des *Musculus interflexorius* (diesen Namen führte *Pizornó* im Jahre 1905 in die vergleichende anatomische Nomenklatur ein), jenes Muskels, welcher die Zehenbeuger, bzw. deren Sehnen verbindet, liess es bereits wiederholtemale wünschenswert erscheinen, neuere Kontrolluntersuchungen durchzuführen, umsomehr, als hierbei auch das Problem des *M. palmaris longus* und *M. palmaris brevis* miteinbezogen wurde und ausserdem auch noch die *Mm. lumbricales*, die ebenfalls zwischen den Zehenbeugersehnen liegen, mit dieser Frage verquickt wurden. Diese verschiedenen Auslegungen machen weitere Untersuchungen zur Klärung dieses Themas notwendig.

Den Equiden, ebenso wie den Menschen, fehlt dieser Muskel. In den Schultergliedmassen der Wiederkäuer und des Schweines erscheint er zweifach, u. zw. als *M. interflexorius proximalis* und als *M. interflexorius distalis*. Der proximale Interflexorius spaltet sich beim Rind vom tiefen Bauch des *M. flexor digitalis superficialis* ab und umlagert das *Caput humerale* des *M. flexor digitalis profundus*. Bei jungen Tieren ist er muskulös, bei älteren sehnig. Der *M. interflexorius distalis*, ein kleines Muskelbündel, geht von der Sehne des tiefen Bauches des oberflächlichen Zehenbeugers am *Metacarpus* aus und führt zum Anfangsteil der tiefen Zehenbeugesehnen. Beim Schwein besteht der *M. interflexorius proximalis* aus zwei oder drei muskulösen und aus einem sehnigen Bündel. *Kajava* bezeichnet den *M. interflexorius proximalis* nach seinem Verlauf als *M. interflexorius sublimiprofundus* (hier *sublimis* statt *superficialis*). *Agduhr* beschrieb eine Variation, bei welcher der Interflexorius vom oberflächlichen Zehenbeuger zum *Caput radiale* des tiefen Zehenbeugers führt; diese Variation kommt auch beim Schaf vor. Der *M. interlexorius digitalis*, den *Kajava* infolge seiner entgegengesetzten Richtung *M. interflexorius profundosublimis* benannte, erstreckt sich als kleiner Muskelzug am *Carpus* von der tiefen Beugesehne zur oberflächlichen. Ganz verfehlt erscheint hier die Bezeichnung *M. accessorius ad flexorem longum*, denn der *M. flexor digitalis longus* kommt an den Beckengliedmassen vor.

Bei den Fleischfressern kommt an den Schultergliedmassen nur ein *M. interflexorius distalis* vor, der im distalen Vorarmviertel aus dem *Caput humerale* des tiefen Zehenbeugers entspringt, sein schlanker Muskelbauch reicht bis zum Carpalgelenk, dann geht er in eine dünne Sehne aus, welche sich in der Mitte des *Metacarpus* in zwei, bei der Katze in drei Äste spaltet, die sich mit den zur 3. und 4., bzw. zur 2. Zehe ziehenden Sehnenschenkeln des oberflächlichen Zehenbeugers verschmelzen. Nach *Sussdorf* kommt der *M. interflexorius* hier nicht vom *Caput humerale*, sondern vom *Caput ulnare* des tiefen Zegenbeugers, den man in der vergleichenden Veterinäranatomie als Homolog zum *M. palmaris longus hominis* betrachtet. Das *Caput ulnare* wird jedoch vom *N. ulnaris* innerviert, während der *M. interflexorius* ebenso wie das *Caput humerale* vom *N. radialis* und der *M. palmaris longus* vom *N. medianus* innerviert werden. Dementsprechend kann der an der Oberfläche liegende und höchst variable *M. palmaris longus hominis* mit dem in der Tiefe befindlichen *Caput ulnare* des tiefen Zehenbeugers wohl kaum übereinstimmen. *Gurlt* vergleicht deswegen den *M. interflexorius* mit dem *M. palmaris brevis hominis*, mit dem Muskel des Hypothenars. Dieser Palmaris zieht sich jedoch vom oberflächlichen Zehenbeuger zur Bandmasse des ersten Zehengelenkes und wird vom *N. ulnaris* innerviert.

Bei den Wiederkäuern und beim Schwein kommt an den Beckengliedmassen kein *M. interflexorius* vor; demgegenüber entspringen bei den Fleischfressern an der plantaren Fläche der sich hier spaltenden tiefen Zehenbeugesehnen beim Hund zwei, bei der Katze drei platte, kräftige *Mm. interflexorii*, die sich dann an den zur 3. und 4., bzw. zur 2. Zehe führenden oberflächlichen Zehenbeugesehnenschenkel anschliessen. Zusammen mit diesen Interflexoren entspringt auch das Sohlenballenspannband, *Brühls* langer Sohlenspanner, und führt zu den Seitenflächen des Sohlenballens. In die tiefen Zehenbeugesehnen dringt noch der *M. quadratus plantae* ein, der vom *Calcaneus* herkommt und nach *Zietzschmann* das *Caput plantare* des *M. flexor digitalis pedis longus* darstellt.

Zwischen den Sehnen der oberflächlichen und tiefen Zehenbeugemuskeln liegen am *Metacarpus* auch die *Mm. lumbricales*, deren Lage *Chauveau-Arloing-Lesbre* veranlasste, auch sie für *Mm. interflexorii* zu halten. Wenngleich diese an den tiefen Zehenbeugesehnen entspringen, gehen sie dennoch nicht in die oberflächlichen Zehenbeugeshenen über, sondern enden an den *Ligamenta intersesamoidea.*

# FURTHER INVESTIGATIONS ON THE STRUCTURE AND THE ENDINGS OF THE NERVUS DEPRESSOR IN MAN

*Ambrus Ábrahám*

Zool. and Biol. Institute of the University of Szeged.
(Received July 3. 1950.)

As far as I was capable of surveying the literature recently only A. Ábrahám (1949) has dealt with the shapes and connective conditions of the terminations of the depressor in man. He established that the human aorta arch contains specific sensory end-organs attached by the means of large neurofibrillary end-plates to the wall of the aorta. This paper discusses and describes in detail further examinations of these end-organs.

## *Material and Method.*

The investigations were carried out on the aorta arches of individuals of different age and sex. Among others the aorta arches of the following persons were examined: of a girl aged 2 months and of women aged 40, 52, 54, 56, 66, 68, 73, furthermore those of men aged 35, 48, 60 and 65. The material was fixed in formalin. Frozen sections were made and impregnated by the method of Bielschowsky and subsequently treated with gold chloride.

## *Histological Observations.*

In the aorta arch of man, particulary in the section where the truncus brachio-cephalicus arises a fairly well limited sensory area can be found, in which besides numerous sympathetic fibres also nerve trunks consisting of thick myelinated fibres with a thick axon run. (Fig. 1.) In some parts the nerves cover the sensory area to such an extent that at times it resembles a nerve tissue. Often these trunks proceed together to the border of the adventitia in close proximity, on entering it their fibres immediately begin to diverge and presently the nerve gradually loosens. Later the fibres diverge far apart, arborise richly, actually interweaving the adventitia. (Fig. 2.) In the external layer of the adventitia the thick trunks consisting of thick myelinated fibres spreading very abundantly over the upper and side wall of the arch can be easily distinguished from the thin sympathetic fibres proceeding along the rich capillary plexuses.



*Figure 1* Homo Nerve — trunk and nerve — endings from the wall of the arcus aortae. Bielschowsky method. Photomicrograph x 200



*Figure 2.* Homo : Nerve-fibre from the wall of the arcus aortae. Bielschowsky method. Photomicrograph x 200.



*Figure 3* Homo Arcus aortae Innervation of the adventitia Bielschowsky method. Photomicrograph x 80

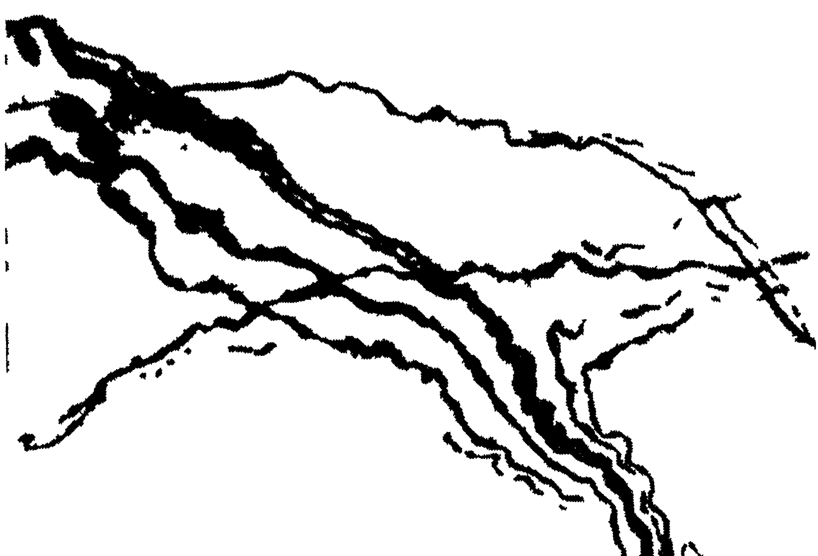


*Figure 4* Homo Nerve-fibres from the wall of the arcus aortae Bielschowsky method. Photomicrograph x 200.

(Fig. 3.) The fibres themselves are very characteristic, and can be very well distinguished from the sympathetic fibres, the more so since they demonstrate the peculiar and characteristic shape of the fibres of the vagus. (Fig. 4.)

The thick fibres running towards the internal boundary of the adventitia start to give off their abundant branches about at the middle of the adventitia area. The arborization, resp. the gradual divergence continues till the internal boundary of the adventitia where the branching shows an unusual, in respect to the receptors of the bloodvessels most particularly characteristic form and extent. (Fig. 5.) The fibres first divide dichotomically and subsequently the arborization becomes so abundant and exceptional that it can hardly be described, the more so since the following figure exhibits it in an adequate manner (Fig. 6.). A particular and at the same time characteristic feature of these fibres is that the fibres arising from the branching of the main fibre are in most cases thicker than the original fibre from which they derive. These secondary, strikingly thickening, strongly varicose fibres thicken still to a great extent



*Figure 5.* Homo : Nerve-end-arborization from the wall of the arcus aortae. Bielschowsky method. Photomicrograph x 200.



*Figure 6.* Homo : Nerve-end-arborization from the wall of the arcus aortae. Bielschowsky method. Photomicrograph x 200.

before starting their terminal ramification, interweave many times composing loops presently to proceed into very delicate end-fibres which run for a long distance and end in the interior border of the adventitia in most distinctly limited neurofibrillary end-plates with a very lucid structure. Also in the case of a single branch system these structures are highly characteristic and exhibit most various shapes and systems. (Fig. 7.)

Not unfrequently, although they do not belong to the common ones, nerve-pictures can be detected in which three or four nerve fibres of the same nervetrunk, after having gradually lost their neurilemmas and myelin sheaths, proceed into a very intensive, but loosely structured end-coil, the ultraterminal fibres of which are attached to the connective tissue of the adventitia by means of most varying neurofibrillary plexuses The fibres emerging from the nervetrunk in a big arch adopt a waved course on which their varices are strikingly large. The neurofibrils can also be distinctly detected along the greater part of their course. Fibres of a fibre of similar structure proceed from the opposite direction and form on intermingling with the former ones a loose coil in which they retain their independence, their endings also covering a separate area. Howover, ultimately we are after all dealing with a very extensive uni-



*Figure 7.* Homo : Nerve-end-arborization and end-plates from the wall of the arcus aortae. Bielschowsky method. Photomicropraph x 500.



*Figure 8.* Homo : End-organ from the wall of the arcus aortae. Bielschowsky method. Photomicrograph x 200.

tary loose coil which can be termed an end-organ and which taking its structure and extremely delicate and close connexions with the connective tissue into account, must be considered to be one of the characteristic receptor forms of the aorta arch. A pecularity of the coil described above is that it contains a most strikingly large polyedric varix exhibiting, owing to the distinctly limited fibres emerging from it, the characteristic features of a nerve cell. However, this peculiar formation is after all no nerve cell, because it has no nucleus and no nucleolus. (Fig. 8.)

The arborization of the single receptor is generally very rich and in most cases quite peculiar. Sometimes a single main fibre may also exhibit most distinctly the limiting sheaths and gives off quite delicate branches which divide many times, tapering suddenly at different places, proceeding presently into very delicate neurofibrillary end-plexuses or end-nets, respectively. It is interesting to note that in the course of the very fine fibres neurofibrillary nets of various shapes and extention occur too agreeing in shape as well as in structure completely with the end-plates. (Fig. 9.)

The collaterals arising in the main fibre ramify sometimes so abundantly that someone who has not seen the preparations might easily assume that the figures demonstrating these pictures represent reproductions of several combined sections. However, this is not the case. The walls of the bloodvessels, particularly those of the sinus caroticus and the aorta arch are most suitable for a thorough study of the rich arborizations involving one single section only. This can be explained by the fact of the end-systems of the receptors being exclusively restricted to the adventitia of the aorta and sinus caroticus and even there only to the internal boundary area extending towards the media. Thus if we succeed in completely smoothing out the wall of the vessel and in cutting the section in its plane from within towards the exterior, or vice versa, exactly uniformly, and furthermore in impregnating the sections perfectly we obtain a section showing the entire branch system of a smaller nerve or nerve fibre with all its endings exhibiting the system as a whole. (Fig. 10.) A nerve picture like the one shown on Fig 10. is so elective, lucid, and perfect that every specialist in this branch of science is convinced at first sight that the wall of the arteries is probably the only organ of the human body in which the receptors are attached so abundantly, delicately, closely and on so large an area to the stimuli receiving and transmitting organ. To be able to interpret still more precisely the connexions and end-formations — if this is altogether possible — end-systems in which the end-plates are still larger, more striking and numerous were examined under very high

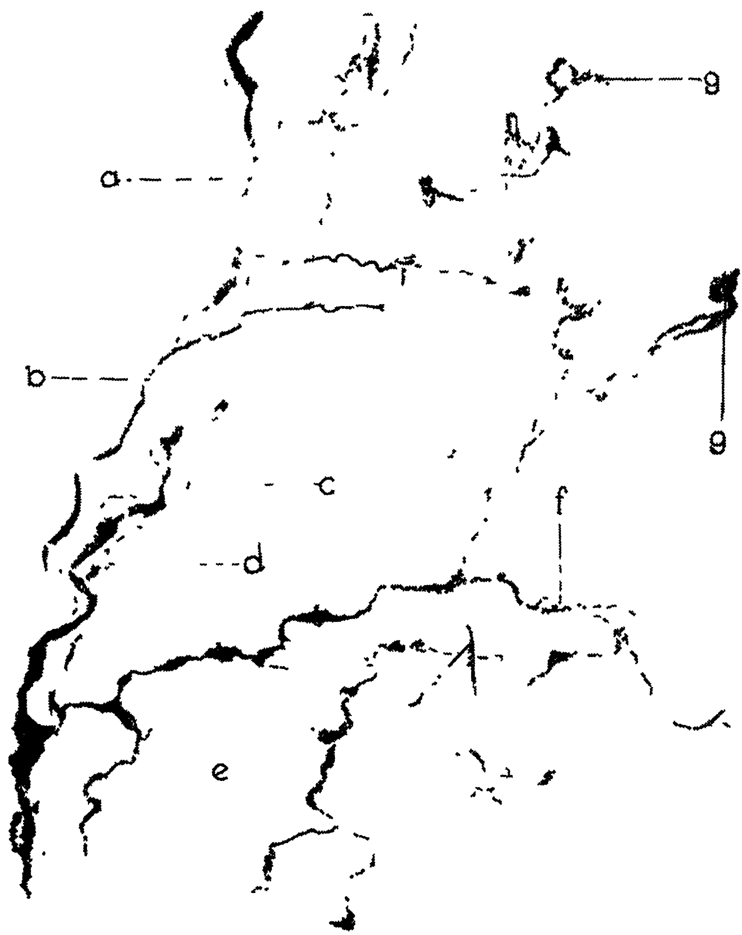



*Figure 9.* Homo : Nerve-end-arborization from the wall of the arcus aortae. Bielschowsky method. a. main fibre, *b)* collateral, *c)* myelin sheath, *d)* neurilemma, *e)* varix, *f)* neurofibrills, *g)* end-plate. Microscopically x 900 magnified, photographically diminished to the $^{1}/_{2}$.

power magnification. These end-systems involving numerous end-plates appear to compose at the boundary of the media and adventitia a true neurofibrillary veil drawing each point of this layer into its operational circle. Of course, as can be seen from the investigations, *this does not* really occur, however, the end-plates lying over, beside and under each other are so numerous that they compose, also in the case of a complete lack of correlation, a most remarkable physiological unity.

The dominating character of this physiological unity is still more remarkable if the endings of a single delicate end-fibre are examined

under very high power magnification Owing to the largeness of the end-plates and the excellent visibility of the neurofibrillary nets, on examination under high power magnification, this figure exhibits still better

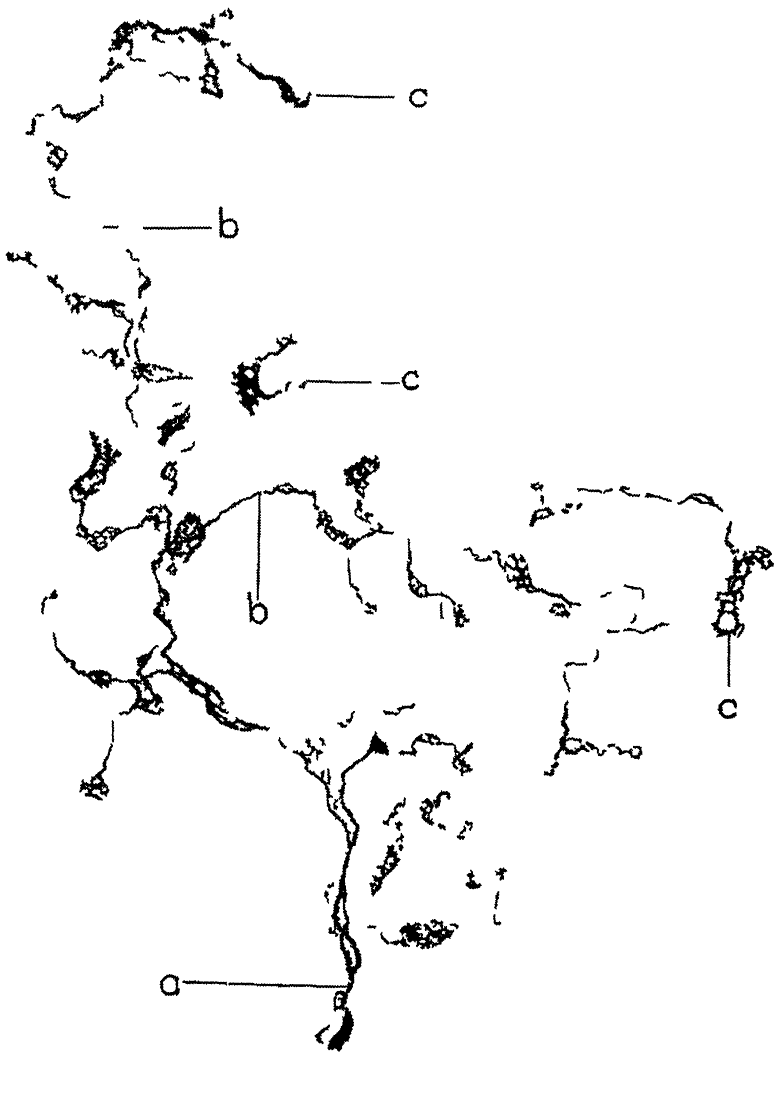



*Figure 10* Homo Nerve-end-arborization from the wall of the arcus aortae Bielschowsky method *a)* collateral, *b)* end fibre, *c)* end-plate Microscopically u 1350 magnified photographically diminished to the $^1{}_2$

than the previous ones the close connexion between the receptor endings and the host tissue. Such pictures prove in a most convincing manner that there hardly can be any other area of the peripherical nerve system in which the close connexion between the host tissue and the nerve system is so obvious. The numerousness and delicacy of the neurofibrillary plates and end-plates which are inserted into these extremely delicate branches reflects most truly the important and exceedingly sensitive physiological role accomplished by these endings as receptor organs. (Fig. 11.) This fine, but most clear neurohistological picture interprets the important part allotted to the receptors and through them to the nervus depressor in the regulating of the blood pressure, which task they perform together with the sympathetic system from second to second achieving the utmost possible limit of sensitiveness.

The aforementioned pictures and other similar ones, which are not unfrequent in the sections prepared from the walls of the aorta appear to demonstrate the complete fusion of the neurofibrils and the fibrils of the connective tissue. However, this is only apparently the case, as a thorough microscopic examination shows beyond doubt that even the single neurofibrils are also distinctly limited towards the fibres of the

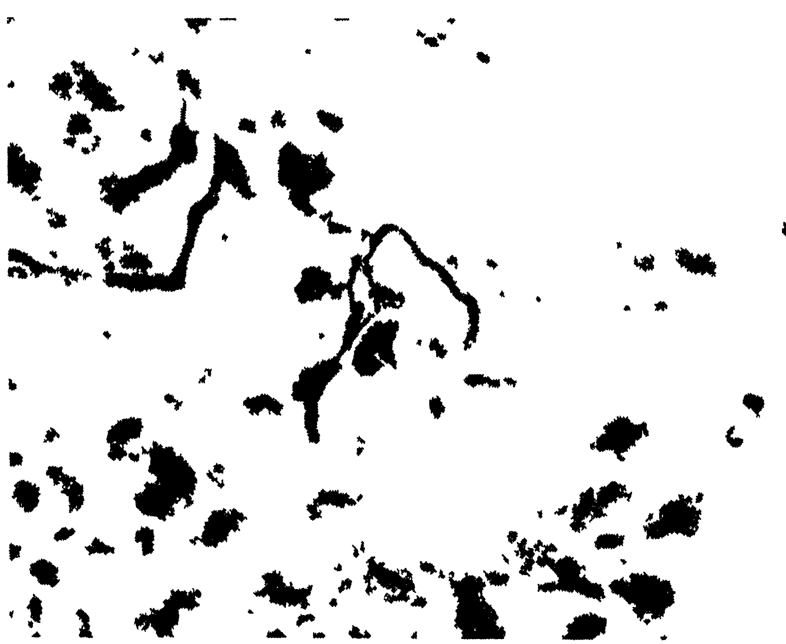


*Figure 11.* Homo: Nerve-endplates from the wall of the arcus aortae. Bielschowsky method. Photomicrograph x 600.

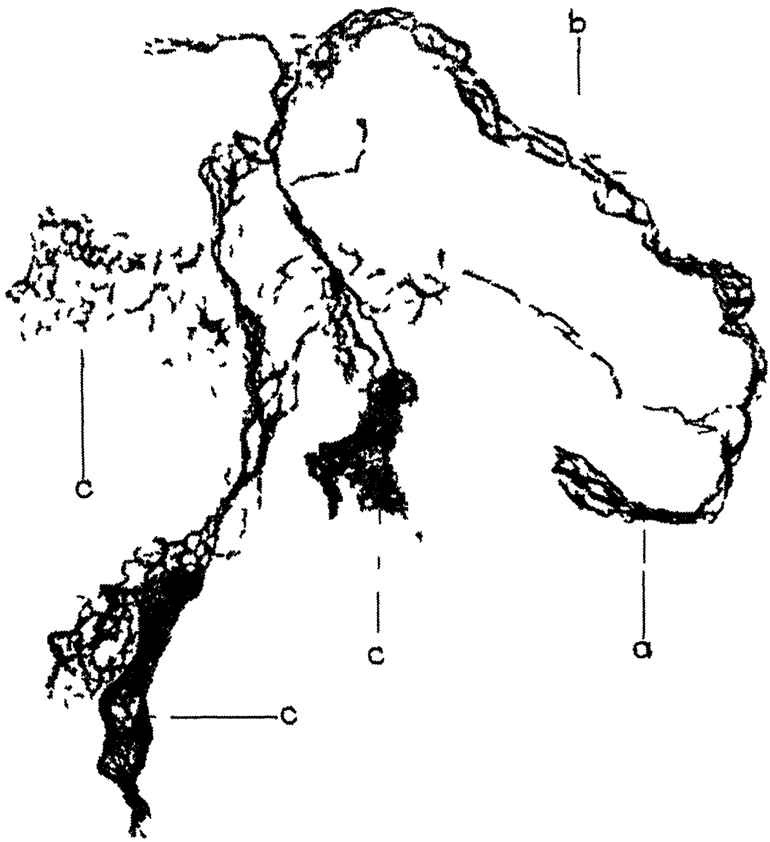



*Figure 12.* Homo · Nerve-endplates from the wall of the arcus aortae Bielschowsky method. *a)* end-fibre, *b)* neurofibrils, *c)* endplates Microscopically x 2400 magnified, photographically diminished to the $^2/_3$

connective tissue. Nevertheless, it can be undoubtedly stated — and this is so obvios on the figures that it needs no further explanation — that there extends on the ends of all of the very delicate nerve fibres a comparitively large meshed neurofibrillary lattice, the gaps of which are filled up by the connective tissue, the fibrils of the lattice covering the connective tissue. Thus the close connexion is evident and the blood pressure inhibitory role of the receptors functioning as sensitive receptor apparatus clear. (Fig. 12.)[1]

[1]) Figure 12 represents the drawing of the same nerve end-plates which can be seen on the photomicrograph *11.*

So far, the important branch system of the receptors of the aorta arch, the various ways of its attachment to the connective tissue and its extremely delicate endings have been demonstrated, there remain, however, still two important questions to settle. The first question is: whether or not the described receptors really belong to the end-branch system of the nervus depressor. Considering the structure of the aforementioned branch systems and receptors, as well as the physiological results already known since a long time this must be answered in the affirmative, although according to Eberhart—Koch »Beim Menschen bisher über den Verlauf der Aortennervenfasern noch wenig bekannt«.

The second question is to locate the exact histological position of the receptors described above. Köstler and Tschermak (1902) found that the myelinated fibres enter at certain points into the media and lose their myelin sheaths there. From this fact they assumed that the demyelinated fibres run further and end in the intima, which is really the place at which the receptors end. »Diese Vermutung bedarf indessen um so mehr noch des Beweises, als die Pressoreceptoren im Sinus Caroticus sicher nur in der Adventitia zu finden sind« can be read in Koch's book on this subject. And truly Koch's doubts proved to be justified. The precedingly described examinations evidenced beyond doubt that the receptores are situated in the adventitia only and nowhere else. The myelinated fibres never enter the media, but on losing their myelin sheaths all end exclusively in the adventitia, directly in the area where the latter is attached to the media. Therefore it is of course out of the question that the intima contains receptors. Such is the exact histological situation, which in the author's opinion is quite suffcient and suitable to enable the receptors to respond by the means of their abundant and very extended neurofibrillary plate-system to every internal and external pressure and for them to widen or narrow, according to the just at the moment prevailing requirement, the lumen of the vessel by connecting reflectorically the sympathetic fibre system of the media. Consequently the task of the nervus depressor is not to cause the sinking of the blood pressure like its name denotes, but to inhibit the blood pressure, hence it is no more termed »depressor« but aorta nerve — ramus aorticus vagi — by the more recent literature.

## SUMMARY

1. The nervus depressor consists of strikingly thick *myelinated* fibres which after entering the aorta arch proceed in several bundles into the adventita. In most cases the bundles contain very delicate smoothe edged thin fibres too, which on the base of their structure must be considered to derive from the sympathetic system. The latter run to the surface layers of the media.

2. The fibres of the depressor bundles already diverge at the median area of the adventitia, occasionally crossing one another and after diverging strongly turn to the other side of the nerve, commencing their abundant arborization towards the internal border of the connective tissue.

3. The side branches are characterized by their sudden tapering after ramification, subsequent thickening and proceeding in the shape of most delicate branches with large varices to the internal border of the adventitia in which they terminate.

4. As contrasted with the statements of Köster and Tschermak it could be established that the fibres exclusively end in the adventitia. Not a single myelinated fibre enters the media, thus neither the media nor the intima contain receptors.

5. The endings of the fibres, contrary to other sensory nerve terminations, are very extensive neurofibrillary plates the shapes of which very a great deal and are very characteristic.

6. The neurofibrils are very distinctly visible in the plates and compose an actual neurofibrillary lattice, the meshwork of which mostly shows quite peculiar shapes.

7. Since the depressor bundles are numerous, and the single bundles contain many thick fibres, the fibres of which fall into rich endbranch systems each ending in a large leaf-like neurofibrillary plate, an almost veil-like neurofibrillary layer extends over the internal border of the adventitia of the aorta. This veli-like neurofibrillary end-system explains the two depressor reflexes already observed by Ludwig and Cyon, as well as the sinking of the blood pressure and the simultaneous decrease of the heart beats.

## REFERENCES

1. *Ábrahám Ambrus :* Receptors in the wall of the blood vessels. Hungarica Acta Biologica. Budapest. Vol. I. No. 4. 1949. 157—175.

2. *Koch Eberhard :* Die reflektorische Selbststeuerung des Kreislaufes. Ergebnisse der Kreislaufforschung Bd. I. Dresden und Leipzig 1—234.

3. *Köster* und *Tschermak :* Ueber Ursprung und Endigung des N. depressor und N. laryngeus superior beim Kaninchen. Archiv für Anatomie und Entwickelungsgeschichte. Jahrgang 1902. Suppl. Band 255—289.

## ДАЛЬНЕЙШИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПО СТРУКТУРЕ И ОКОНЧАНИЯМ „NERVUS DEPRESSOR"

А. Абрахам

Зоологический и Биологический институф ун.-та г. Сегед

(Резюме)

1. Нерв депрессор (»Nervus depressor«) состоит из весьма толстых миэлиновых волокон, которые, после вступления в дугу аорты, несколькими пучками попадают в adventitia. В большинстве случаев пучки также содержат очень мелкие, гладко окаймленные, тонкие волокна и на основании их структуры, следует считать, что они происходят из симпатичной системы. Они идут к верхним слоям Media.

2. Волокна пучков депрессора расходятся уже в медиальной области adventitia, иногда перекрещиваясь друг с другом, а после сильного расхождения изгибаются на другую сторону нерва и одновременно начинается их изобильное древовидное разветвление по направлению внутренних границ соединительных тканей.

3. Боковые разветвления характеризируются внезапным заострением после разветвления, последующим утолщением и тем, что они, в виде особенно тонких ветвей с большими узлами, следуют в внутренней грани adventitia, где они кончаются.

4. В противоположность утверждениям Кэстера и Чермак, можно было установить, что волокна кончаются исключительно в adventitia. Ни единое миэлиновое волокно не достигает Media, вследствие чего, ни Media, ни Intima, не содержат рецепторов.

5. Концы волокон, в совершенной противоположности с оконечностями концам други сензорных нервов, являются очень рапростертыми неврофиброзными пластинками, формы которых сильно разновидны и очень характерны.

6. Нервные волокна можно ясно видеть на пластинках, где они образуют вид решетки нервных волокон, сплетение которой часто показывает совершенно особые формы.

7. В виду того, что пучки депрессора многочисленны и отдельные пучки содержат много толстых волокон, волокна которых распадаются на очень богатую систему конечного разветвления, из которых каждая кончается широкой листовидной неврофиброзной пластинкой, над внутренней гранью adventitia аорты, распространяется почти вуалеобразный слой нервных волокон. Эта вуале образная нервофиброзная конечная система разъясняет те два рефлекса депрессора, которые уже заметили Людвиг и Цион, как и понижение кровяного давления и одновременное уменьшение сердцебиений.

# STUDIES ON LILAC INFLORESCENCES

*G. Mándy*
Tobacco Improwing Station at Érd.
(Recevied May 20. 1950.)

The Faculty of Horticulture and Viticulture, University of Agrarian Sciences, Budapest, is in possession of a collection of lilac species planted during the last decades. The samples have been gathered and grown up by Gyula Magyar, the well-konown Hungarian horticulturist and breeder. According to statement the collection of Gyula Magyar consisted in the year 1932 of 130 lilacs containing 109 species, but the war events decreased their number. At the present 79 species are represented by 90 samples, among that we may find the most important lilac species of the world, especially French ones, furthermore, English and German species.

The specimens had been planted in a long row on each side of a two meter wide road and developed under equal conditions. The environmental factors being indentical the species were able to unfold their properties adequately for any comparison as well as for the below discussed observations.

Gyula Magyar's lilac collection had an important role in establishing different lilac stocks in Hungary. The nurseries, namely, applied as scions the specimens of the collection to the propagation of many species. The improved inland varieties are almost all clone progenies of this collection. The war events damaged not only the specimens of the stock material, but destroyed the collections throughout the country. Since the records had been annihilated, in many places even the names of species were forgotten. As a consequence the collection of the University became entirely problematical, and a thorough identification of the species proved to be necessary. This task, however, met with great difficulties as the determinations of manuals and records were dubious and not precise enough for any identification. This circumstance has given us an impulse to investigate the collection minutely, and to determine those properties of importance which are suitable to outline the species. So we first dealt with the examination of flowers and inflorescences.

The taxonomical value of lilac varieties is problematical in many aspects, since their origin is different. The varieties themselves are mostly produced by crossing and so they can be hardly classified into the range

of a single species. The form group of the common lilac *(Syringa vulgaris)* needs also clarifying, since the garden varieties correspond only partly to the properties of this species. The aim of the present study is not to establish the problem from such a point of view, nevertheless, the results may be at help in the solution of it. The final scope of the investigations should be anyhow the attempt to determine the form group of the common lilac. This is on the base of the data at our disposition for the present quite impossible. Thorough investigations are needed, where making the first steps, I have undertaken to describe the flowers and the inflorescences of those lilac varieties which belong to the form group of the common lilac and to afford some data to further taxonomical investigations.

From the data of literature I was able to state that the examined varieties were classified into the species of the common lilac *(Syringa vulgaris)*. The handbooks and catalogues, without exception, assigned these varieties to this form group rarely with such remarks that should refer to a crossing. I myself accepted these data with the condition that in course of further investigations there will be a possibility to describe the form range of the common lilac more precisely.

## *I. The taxonomical value of the lilac inflorescence.*

Studying the accessible literature I only met a few data referring to the lilac inflorescence. In the most instances even a correct determination of the inflorescence is lacking, that of the flower structure not even mentioning. The earlier foreign studies, especially the German ones, give only an incomplete description of the lilac inflorescence. We have often read (Hartwig[1], Dippe[2], Schneider[3], Hegi[4], Boerner[5], Krüssmann[1], Parey[11], etc.) that the lilac has a »panicle«. This term has been translated into Hungarian, and our literature uses almost everywhere the term »panicle« for the lilac inflorescence. I venture to assert: that it is wrong and leads to misunderstanding. The panicle means, namely, an inflorescence differing from that of the lilac, precisely a spicate racemose inflorescence, as that of the Gramineae. *The inflorescence is* also cluster like in its structure as in the case of the panicle, but differing from it, the lilac has an unisexual, racemose, compound inflorescence: i. e. a *thyrse.*

Studying the lilac inflorescence, we generally meet the following structure. In most instances a pair of terminal buds on the shoot, or sometimes only one of them develops into inflorescence. The inflorescence possesses a vigorous, fleshy, main axis. We notice in more or less numbers double or seldon triple whorls. We also may distinguish three kinds of lateral formations in the whorls: 1. primary lateral branches which bear

racemes, 2. lateral racemes, and 3. lonely flowers. In the double whorls the lateral formations are arranged oppositely, viz. decussated. The lateral formations of the main axis arise mostly from the axil of the bracts. So we may state that the inflorescence of the lilac is a typical compound raceme.

In the Hungarian literature *Filarszky* defined precisely the inflorescence of the lilac. *Filarszky*[7] determines the compound raceme as follows : »it is an inflorescence manifold compound of little clusters in which the pedicellate flowers arise from partly the primary, partly the secondary, and tertiary branches ; on the vigorously developed main axis the primary and often the secondary branches prove to be the pedicels of the simpleracemes. Example is seen in the Syringa, etc.«

The inflorescence of the lilac shows in whole a racemose structure. The statement of *Schumann*[8] in his »Praktikum« is a wrong one concerning the inflorescence of Syringa. *Schumann* mentions, namely, also a cymose structure in the inflorescence of the lilac, of which there is not even the possibility. *Schumann*'s suppositon is that *Syringa persica* develops at the apex of the inflorescence a monochasium or a dichasium, though this inflorescence shows a racemose structure, moreover in the case of this species we meet only a simple racemose character. Therefore his opinion is not a right one, as he calls this inflorescence a »panicle« (Rispe-panicle), and compairs the form to a pyramid.

The manuals describe in general the inflorescence to be terminal, big, and dense of flowers. This laconicism of which the cause is entirely unknown for us, is especially dominant in the determination of the species. Some of the manuals enumerate the species and characterize them by the colour, otheres give short details in such a general sense that has no more value than a pure enumeration. More characteristic descriptions of the species are available only from catalogues. According my opinion the studies and manuals had borrowed their material from catalogues, and the catalogues themselves adopt their own text mutually. After a short but successful investigation we find the common »source«. The jubilee catalogue of the *Späth*[9] nursery proved to be a very reliable one from that numerous catalogue editors and authors of manuals writers inland and abroad, borrowed the statements referring to the descriptions of the species.

Useful data concerning the *structure*, and other characteristics of the species are available neither in manuals nor in catalogues of great extent. They only give the following data about this species : 1. the compactness or single character of flowers, perheps the grade of com-

pactness, 2. the colour of flowers, 3. the size of flowers, sometimes their peculiar form, 4. the form of inflorescence, 5. the size of inflorescence, 6. density of inflorescence, 7. miscellaneous data, f. e. genetical circumstances of the varieties, appropriateness of the species (to forcing, to outdoor growing) etc. These data were suitable to distinguish a small nubmer of varieties, but not in the case of the Syringa with a lot of varieties. In some of the catalogues the enclosed photographs are useful, but they are usually obscure and give no informative details.

The taxonomists uptonow, usually practical exports, applied the above mentioned data in their descriptions of the lilac inflorescence. These determinations were rather made for the public, to call the attention of the customers, they are much more extensive descriptions than applicable data for experts. Herein we come across the following expressions: »nicely formed«, »with beautiful inflorescence«, »unrivalled«, »very large«, »loose and elegant«, »one of the most beautiful«, »dense in blooming«, »a relatively late kind« etc. The expressions cited are not taken from catalogues but from manuals where the expert whould expect more precise descriptions. As a consequence we see that the distinction of the varieties in most of the cases is entirely impossible, and the above mentioned data are of neither scientific nor of practical value.

The present morphological study of the lilac inflorescence aims to produce more satisfactory data. It searches for such characteristic features wich make the identification of the species easier.

## *II. More important properties of the lilac inflorescence.*

The *structure* of lilac inflorescence is primarely examined by the author. The structure of the inflorescence, inspite of its large-scale variety, shows 7 types, of that the most important features are the following:

*1. Simply compound thyrse.* This type is the simpliest form of lilac inflorescences. Its characteristic is that on the primary lateral branches of the floral main axis there are the pedicellate flowers, that means that the lateral racemesst and directly on the main axis. (See Fig. 1.) Examples are seen in Mad. de Miller, Lucie Baltet, Miss Ellen Willmott, Hippolyte Maringer, Godron, Jeanne d'Arc, Reine Elisabeth, etc.

*2. Slighthly twofold compound thyrse.* This is an already more complicated structure than the former one, but it is in most of its parts similar to that. Its characteristic is that the lateral racemes of the inflorescence appear also on the primary lateral branches, but in slight number. There are three flower arrangements possible, as 1. lonely flower pairs, 2. primary lateral racemes, and 3. secon-

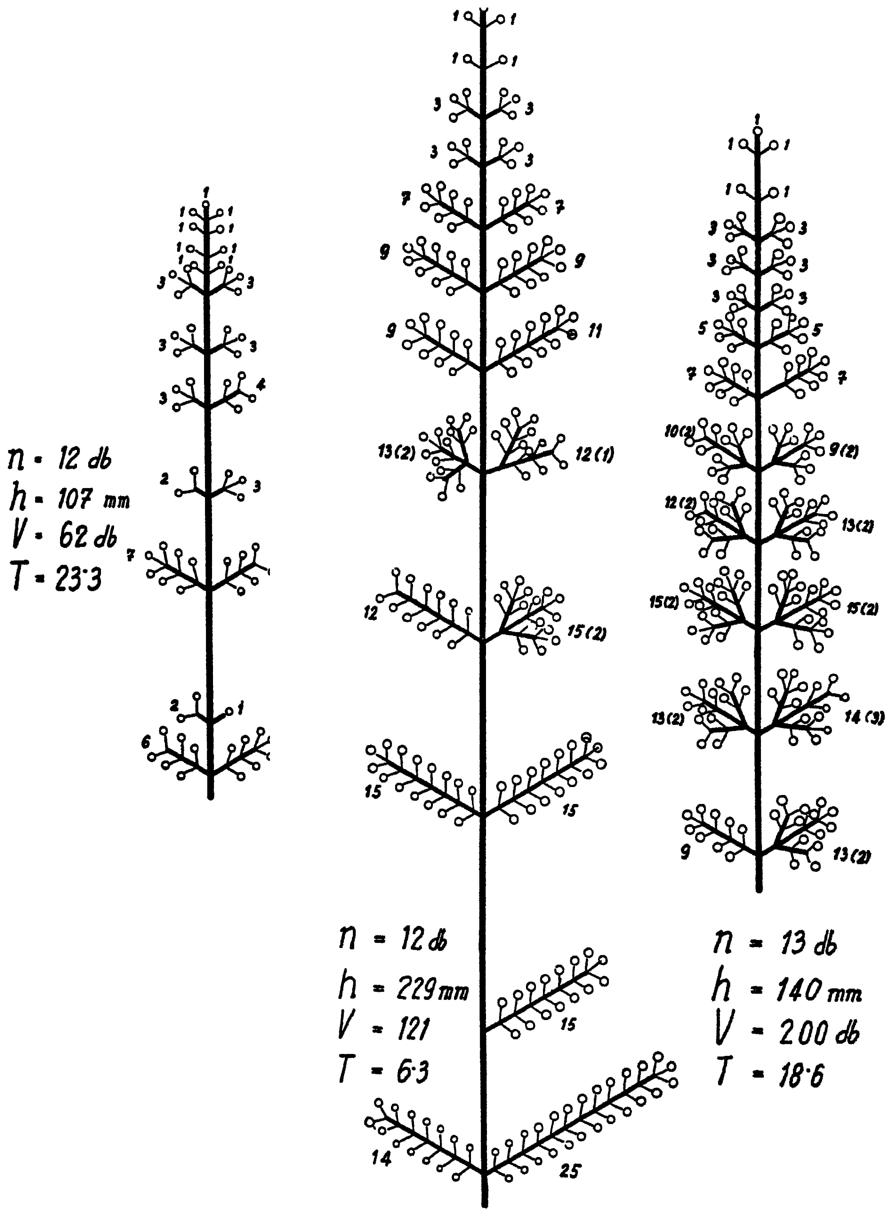



*Fig. 1. Different types of lilac-inflorescences.* I. Diagram on the left shows a «simply compound» thyrse of «Miss Ellen Willmott», diagram in the middle represents the «slightly twofold compound» thyrse of «K 30», diagram on the right shows «in the lower part twofold compound» thyrse of «Guizot» ; *h* indicates the main axial length in mm.; *n* the number of nodes (db = piece) ; *V* the number of flowers (db = piece) ; *T* the compactness index. (Drawn by *S. Brózik.)*

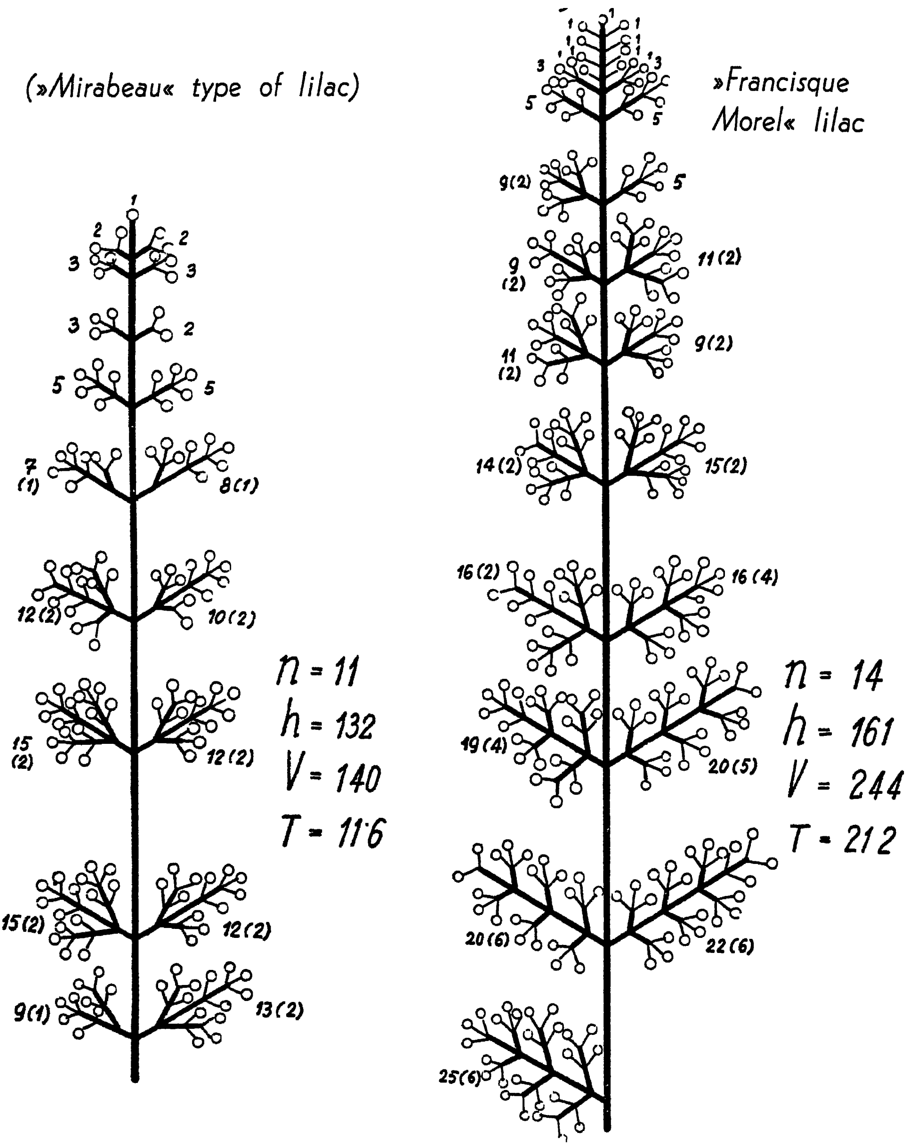



*Fig. 2/a.*

*Fig. 2. Different types of lilac-inflorescences II.* The first diagram on the left shows «in the two-third part of the raceme twofold compound» thyrse of «Mirabeau», the second one represents «in the greatest part of the raceme twofold compound» thyrse of «Francisque Morel», the third diagram (See Fig. 2/b). is the drawing of the «simply whorled» thyrse of «Marechal Bassompierre», and the fourth diagram on the right figures the «twofold whorledly compound» thyrse of «Wilhelm Paul». Signed as Fig. 1. (Drawn by *S. Brózik.)*

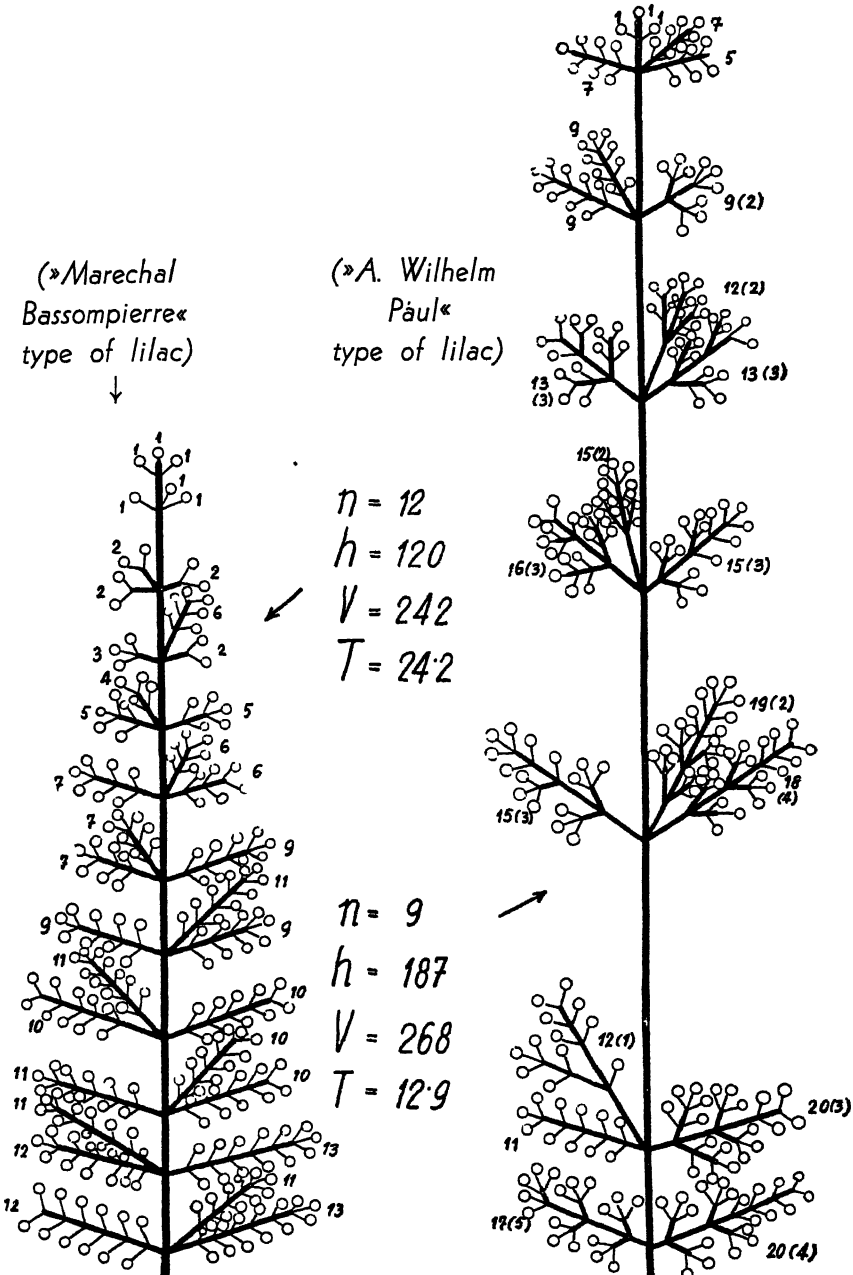

(»Marechal Bassompierre« type of lilac)
(»A. Wilhelm Pául« type of lilac)
n = 12
h = 120
V = 242
T = 24·2
n = 9
h = 187
V = 268
T = 12·9

*Fig. 2/b.*

dary lateral racemes, the latter are branching from the primary lateral racemes. (See Fig. 1.) The following species show this sort of inflorescence: Charles X., Dr. Masters, Mad. Antoine Buchner, Mons. Maxime Cornu, Van Houtte, No. K. 39., Pres. Falliéres etc.

3. *In the lower part twofold compound thyrse. (See Fig. 1.)* The number of the secondary lateral racemes on the primary lateral branches of the single nodes increases if compaired to the former type, but the racemes are especially accumulating at the lower part of the inflorescence. Examples are met with in Guizot, Colbert, Cavour, De Marly, Waldeck—Rousseau, Mad. Casimir Perrier, Pres. Massarol, George Bellair, Leon Simon, Charles Joly, Doyenne Keteléer, Hyazinthenflieder, Maximovitz, Taglioni, Mad. Lemoine, No. K. 45., Leopold II., Viviand Morel, Jules Ferry, Mad. Abel Chatenay, Paul Hariot.

4. *In the two-third part twofold compound thyrse.* Differs from the former type by the more increasing number of the secondary racemes, but is similar in the quality of flower distribution. The here classified species are: Vauban, Decaisne, No. K. 18., No. K. 25., No. 41., Banquise, Mad. Florent Stepmann, Mirabeau, Senateur Voland, No. Ny. 32., Catinat, Saturnale, No. K. 33., No. K. 43., Lamartine. (See Fig.2.)

5. *In the greatest part twofold compound thryse.* It differs from the former type in the number of secondary racemes which appear in greater number here on the primary branches than in the former type. The most important types are: Frau Berta Damman, Congo, Goliath, Comte de Kerchove, Frau W. Pfitzer, Michel Buchner, Francisque Morel, Marie Legray, No. K. 2., Boule azurée, Gloire de Moulins, Dr. Maillott, Christophe Colomb, Negro, Andenken an L. Späth, Danton, Dr. Charles Jacob, No. Ny. 49., René Jarry Desloges, Jules Simon, Boussingault, Leon Mathieu, etc. (See Fig. 2.)

The twofold compound racemose inflorescence can be differentiated more precisely if we use a *quotient* which we form by the following process: we divide the numerical value of the main axial lenght with the numerical value of the interval between the basal node and the node that bears the secondary racemose lateral branch. The derived quotient's value decides: to which form section does the species belong. F. e. the species Madame Lemoine has in its inflorescence a main axial length $= h$ of 123 mm; on the three lower nodes there are secondary racemose lateral branches. The interval between the lower basal node and the third node above the basal node is $m = 53$ mm, so the quotient is: $A = \frac{h}{m}$, that means $123 : 53 = 2{,}3$. After having calculated the quotient of each species I

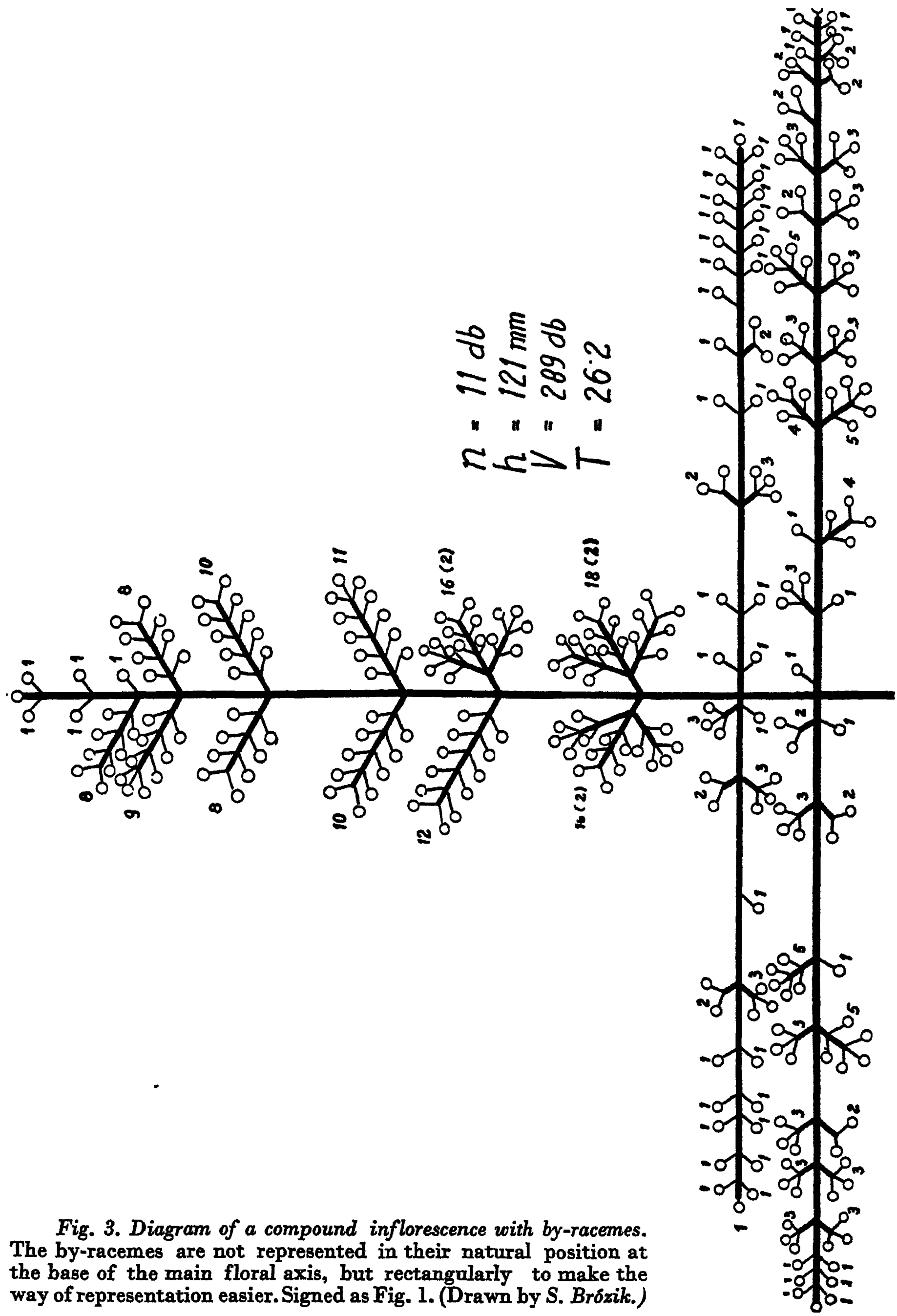



*Fig. 3. Diagram of a compound inflorescence with by-racemes.* The by-racemes are not represented in their natural position at the base of the main floral axis, but rectangularly to make the way of representation easier. Signed as Fig. 1. (Drawn by S. *Brózik.)*

have set down the numerical values of the twofold compound racemose inflorescences as follows

| the type of thyrse: | floral quotient: |
|---|---|
| Slightly twofold compound ...................... | 3,1—7 |
| In the lower part twofold compound ............ | 1,8—3 |
| In the two-third part twofold compound ......... | 1,4—1,7 |
| In the greatest part twofold compound.......... | 1,0—1,3 |

We have to mention that the »slightly twofold compound« thyrse type section includes all those species which have at least one secondary raceme on a lateral branch. If we find on two different nodes such lateral branches and they are next to each other, we divide the main axial length with the length of the internode of the two lateral branches.

6. *Whorled compound thyrse.* Here we find on the nodes of the inflorescence three lateral branches. The whorledly compund inflorescence has two types: *a)* the lateral branches bear only primary racemes i. e. no branching is present. Such is the inflorescence of Marechal Bassompierre, *b)* the lateral branches bear secondary racemes, they always branch off. Such is the inflorescence of Arthur William Paul (See Fig. 2.)

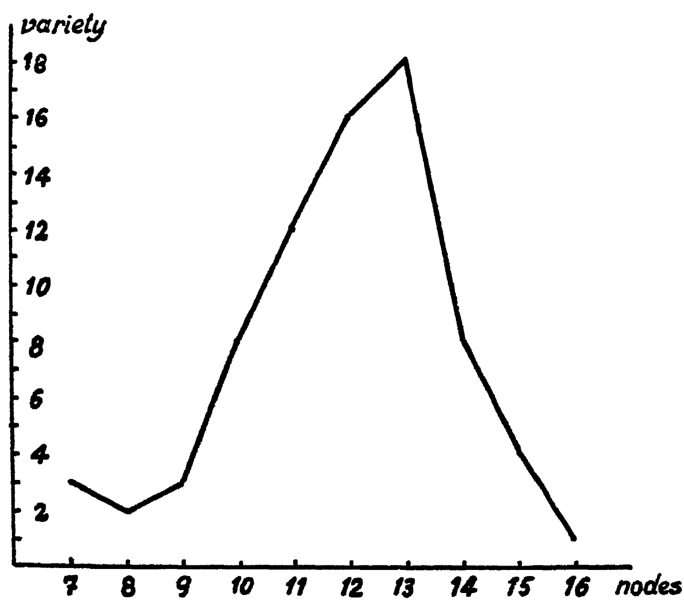



*Fig. 4. Variableness in node-number on the main axis of lilac-inflorescence.* The ordinate indicates the number of species, and the abscissa the number of nodes.

*Table 1. Quantitative data of lilac inflorescence-types.*

| No. | Types of inflorescences | Number of nodes on the floral main axis | Number of the terminal nodes holding lonely flower pairs | Number of the nodes of the lateral racemes | Total nomber of the flower in an inflorescence | The flower number of the lateral racemes | The number of secondary racemes | Number of nodes that bear secondary racemes |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1 | Simply compound thyrse | 10—13 | 1—5 | 7—10 | 62—135 | 3—12 | — | — |
| 2 | Slighthly twofold compound thyrse | 8—13 | 2—5 | 6—10 | 59—157 | 2—25 | 1—4 | 1—3 |
| 3 | In the lower part twofold compound thyrse | 10—15 | 1—5 | 7—13 | 100—524 | 2—52 | 1—6 | 3—5 |
| 4 | In the two-third part twofold compound thyrse | 10—15 | 1—5 | 7—12 | 130—307 | 2—35 | 1—7 | 4—7 |
| 5 | In the greatest part twofold compound thyrse | 7—16 | 1—4 | 6—12 | 105—495 | 2—60 | 1—7 | 6—8 |
| 6/a | Whorled compound thyrse (the lateral branches bear only primary racemes) | 3×12 | 3×2 | 3×10 | 242 | 2—13 | — | — |
| 6/b | Whorled compound thyerse (the lateral branches bear secondary racemes | 3×9 | 3×2 | 3× 7 | 268 | 5—20 | 1—5 | 3×6 |
| 7 | By-racemose compound thyrse | 11 | 3 | 8 | 289 | 2—57 | 2 | 4 |

7. *By-racemose compound thyrse. Compound thyrse with secondary racemes.* The inflorescence is essentially a twofold compound one, but from the two lower nodes long lateral branches arise, which are sectioned by 10—13 nodes, and are bearing lonely flowers (especially at the terminal part), as well as primary racemes with few flowers (2—5). The inflorescence seems to bear more racemes at the basal part. The by-racemes are of a simply compound character. (See Fig. 3.) Example is seen in the inflorescence of the species : Grand duc Constantin.

We have described above the variability visible in the structure of lilac inflorescence. As it is evident from the classification, most of the species have twofold compound inflorescence.

Besides the structural properities of the inflorescence attention must be paid to the *number of nodes* also that vary between 7 and 16. From the point of view of node number there is a great difference among the species. If we total up the node number of the different varieties and establish the result by a graphic (see Fig. 4.), we may state that the curve of variability has its maximum at the node number 13. Consequently most of the species have 12—13 nodes. The internodes are relatively long, the longer internodes are to be found at the lower part of the infloresence, and the shorter ones at the upper part. Especially short internodes are at the terminal part of the inflorescence, where instead lateral racemes single flowers are to be seen. The length of the internodes is not so significant in the description of the species as the node number.

In the variety description *the length of* the *main axis* has an important role, particularly that part of the main axis, which lies between the apical and basal node. Since the lowest node arises very near to the relative axis, therefore it is more precise if we measure the length of the main axis from the lowest node. But that length is only the length of the inflorescence in practical sense, the real length is always with a few millimeters longer.

At the valuation of the inflorescence we always take the »practical length« of the inflorescence into consideration. We apply this value to different calculations. It is signed with an *h*. On the basis of the »practical length« there is a possibility to classify the species, and the differences are expressable by a curve of variableness. (See Fig. 5.) The curve of variability shows us that most of the lilac species have inflorescences 121—140 mm long. The greater part of the species range between 100 and 200. Below 100 mm and above 200 mm the number of species is low. We have to note that the values of length are in relation to the arid weather conditions of this year, nevertheless the varietal differences are represen-

ted well. In case of plentiful precipitation, as the tests of the following growing season will prove, we shall experience rational deviation from the present data. The differential ratio among the species will remain similar to that of the present.

The data referring to the *flower number of the inflorescences* were mostly interesting. Conspicuous differences could be shown among the




*Fig. 5. Variableness in length of the main floral axis.* The ordinate representes the number of species, and the abscissa the sectional values of the main axial length given in mm.

single species the flower number respectively. Summarizing the data of the species we illustrated them graphically. (See Fig. 6.) This curve of variableness proves the following. Most of the species belong to the 101—150 flower number section. The greatest part of the species has 101—300 flowers. The curve of variableness has three prominent points as at 101—150 201—250, and 501—550 section values. The maximum is reached in the already mentioned 101—150 section. The many pointed curve of variableness shows convincingly the differences of the species that is evident in each of the sections. If the flower number is applied as a basis the lilac

species can be classified at least into two groups. One of the groups is characterized by the low flower number (50—400) and the other one by a high number of flowers (400—600). These two groups separate definitely well, because there are no species at all in the section of 350—450 (See Fig. 6.)

Describing the lilac species the manuals, as well as catalogues mention in each instance the *density of the inflorescence*. The density indeed has a first rate economical importance. That is, namely, an essential part of the preferability of the species. The density has always been determined by a subjective estimation, that gave rise to, a number of misunderstandings. The density varies according to private opinion, which species is dense, and which one is loose. The subjective observation may distinguish between the very dense and the very loose varieties. But all that is entirely uncertain if the grade of density must be determined. Here I ventured to determine the grades of density in a more precise manner, independently from any subjective opinion of the observer.

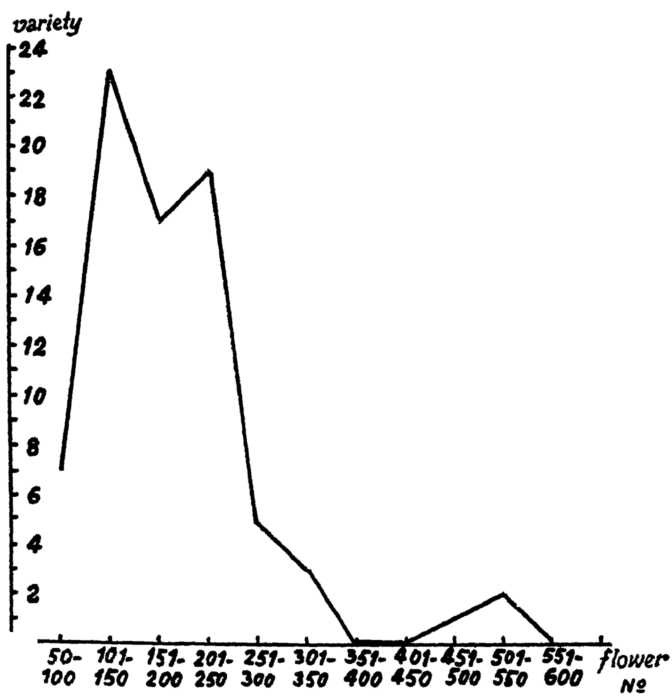



*Fig. 6. Variableness of floral number in lilac-inflorescences.* The ordinate shows the number of species, and the abscissa the sectional values referring to the number of flowers.

To determine *the density of the inflorescence* I have tried to make a formula that helps to calculate the density index. The formula is the following: $T = \frac{V}{H}$, where $T$ means the density index, $V$ is the number of flowers in the inflorescence, and $H$ is a quotient derived in the following way. We measure the interval between the uppormost and the lowest node on the floral main axis and we divide it with the number of nodes, that is $H = \frac{h}{n}$. With the help of that formula we have calculated the density index of each species.

Applying the values of the density index the species could be classified. The comparison of the values form the basis of a differentiation into 5 density groups:

1. *Very loose inflorescence.* The density index is between 1—5,9. The species belonging to this group are: Lamartine, Dr. Mailott.

2. *Loose inflorescence.* Density index moves between 6—12. The lilac species showing this grade of density are the following: Godron, Reine Elisabeth, No. K. 46, Charles X., Dr. Masters, Mons. Maxime Cornu, Dr. Lindley, Pres. Falliéres, Waldeck-Rousseau, Mme Florent Stepmann, Doyenne Keteléer, No. K. 45., Mirabeau, Decaisne, Vauban, Catinat, Comte de Kerchove, No. K. 33., No. Ny. 49., Jules Simon, Leon Mathieu. The number of species is 21.

3. *Fairly dense inflorescence.* The density index is 12,1—20. Species: Lucie Baltet, Mad. de Miller, Hippolyte Maringer, Jeanne d'Arc, Paul Hariot, Mad. Antoine Buchner, Taglioni, Mad. Abel Chatenay, Guizot, Colbert, De Marly, George Bellair, Mad. Casimir Perrier, Leon Simon, Charles Joly, Hyazinthenflieder, Maximovitz, Banquise, No. K. 40., Jules Ferry, Viviand Morel, No. K. 18., Eduard André, Michel Buchner, Saturnale, Marye Legray, No. K. 2., Boule azurée, No. K. 41., Andenken an L. Späth, Dr. Ch. Jakob, René Jarry Desloges, Arthur William Paul. The here mentioned species (33) form the greatest part of the lilac species. That fact proves that among the dense inflorescences the fairly dense structure has been favoured.

4. *Dense inflorescence.* The density index is 20,1—26. The species: Van Houtte, Cavour, President Lambeau, Senateur Voland, Goliath, Frau Wilhelm Pfitzer, No. K. 43., Mad. Francisque Morel, Gloire de Moulins, Cristophe Colomb, Negro, Boussingault, Marechal Bassompierre, No. Ny. 37. The number of species is less (16) than in the group II. of density, which fact proves that this grade of density has not been favoured to such an extent as the less dense species.

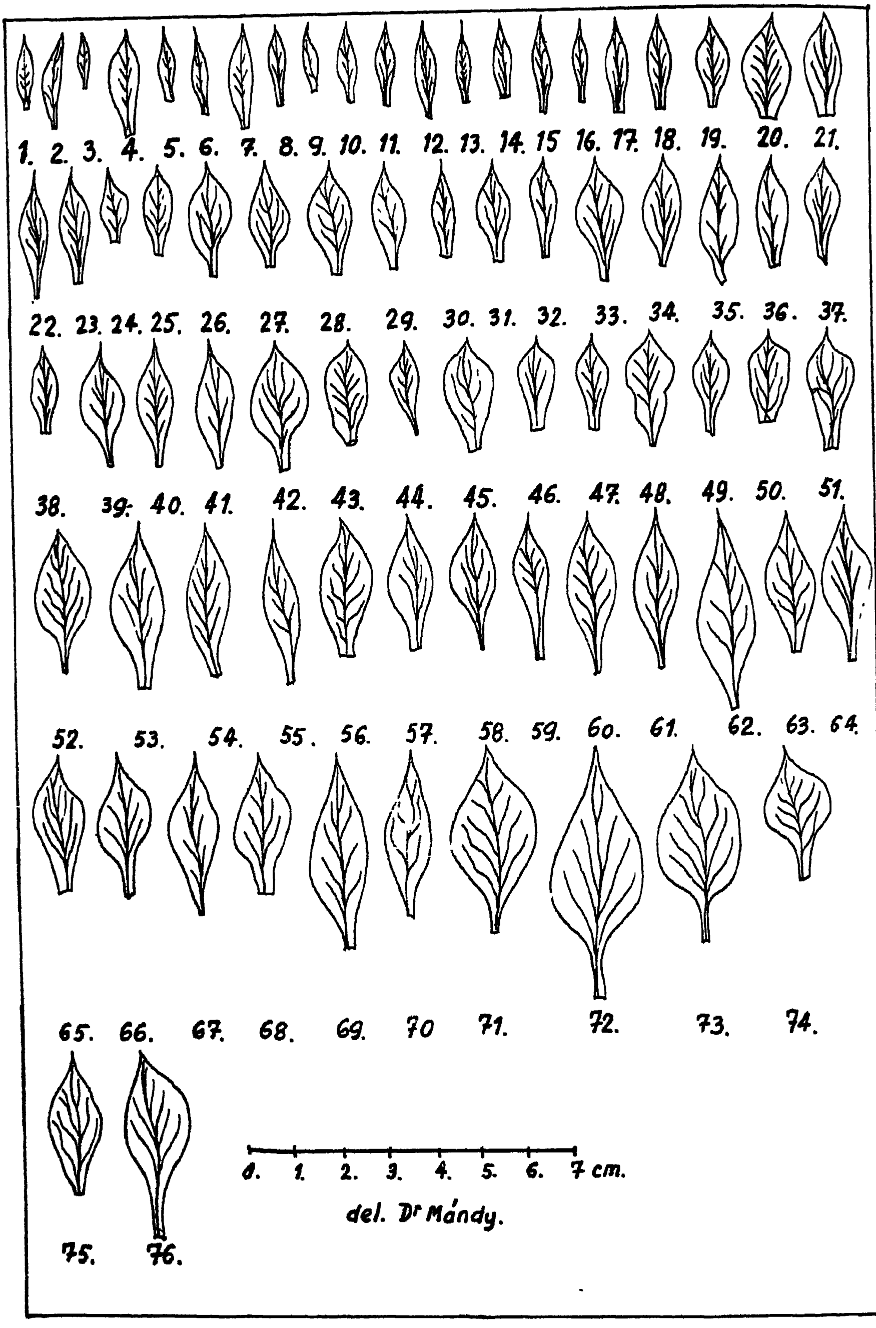

1. 2. 3. 4. 5. 6. 7. 8. 9. 10. 11. 12. 13. 14. 15 16. 17. 18. 19. 20. 21.
22. 23. 24. 25. 26. 27. 28. 29. 30. 31. 32. 33. 34. 35. 36. 37.
38. 39. 40. 41. 42. 43. 44. 45. 46. 47. 48. 49. 50. 51.
52. 53. 54. 55. 56. 57. 58. 59. 60. 61. 62. 63. 64.
65. 66. 67. 68. 69. 70 71. 72. 73. 74.
75. 76.
0. 1. 2. 3. 4. 5. 6. 7 cm.
del. Dr Mándy.

Fig. 7.

5. *Very dense inflorescence.* The density index : 26,1-48. This group includes only a few (4) species and they are : Leopold II., Congo, Danton, Grand duc Constantin.

*Bracts* are often occurring in the lilac inflorescence. We find the bracts at the basal part of the primary lateral branches. The lateral branches are axillary shoots. The presence of the bractes is a proof of the racemose structure of the lilac inflorescence. The species show a large-scale variety in the form as well as in the size of the bracts. Some of the species have very large leaf-like bracts, some others quite small ones. Regarding the *size of the bracts* I have appointed as a standard value the bract- length of 2,5 cm.

Among the small bracts we may distinguish three types : narrow lanceolate (See Fig. 7. 1—18), broad lanceolate (See Fig. 7. 19—42), and acute spathulate (See Fig. 6. 43—51) bracts. The large bracts include two types : the narrow lanceolate (See Fig. 7. 52—70.) and the broad lanceolate (See Fig. 7. 71—76.). Comparing the number of the species classified in these five groups we may state that most of the species have *small* bracts. (See Fig. 7.) Within each group of varieties we may observe a large-scale variability. As we see the brachts of the inflorescence are suitable to the distinction of the varieties.

The studies, manuals and catalogues indicate only the *colour of the lilac flower*. Much attention is not paid to further characteristics of it. Now and than we read that the flowers are »small« or »big«. It is difficult to distinguish the lilac and violet shades. The white separates well from the coloured, but within the great range of white flowered species there

*Fig. 7. Form-variableness of bracts on lilac species.* Varieties : 1. Hippolyte Maringer, 2. Godron, 3. Reine Elisabeth, 4. Marechal Bassompierre, 5. Boussingault, 6. Mons. Maxime Cornu, 7. De Marly, 8. Jules Simon, 9. Pres. Fallières, 10. Ellen Willmott, 11. Comte de Kerchove, 12. Charles Joly, 13. Doyenne Keteléer, 14. Edouard André, 15. Michel Buchner, 16. K. 39., 17. Leopold II., 18. Paul Hariot, 19. Lucie Baltet, 20. Jeanne d'Arc, 21. Cavour, 22. Colbert, 23. Leon Mathieu, 24. Mad. Antoine Buchner, 25. Guizot, 26. Frau Bertha Damman, 27. President Lambeau, 28. René Jarry Desloges, 29. Waldeck Rousseau, 30. Danton, 31. Goliath, 32. George Bellair, 33. Negro, 34. Marie Legraye, 35. Lamartine, 36. Leon Simon, 37. Hyazinthenflieder, 38. Saturnale, 39. Boul azurée, 40. Mad. Lemoine, 41. K. 41., 42. Ambroise Verschaffelt, 43. Mirabeau, 44. Jules Ferry, 45. Mad. Abel Chatenay, 46. Vauban, 48. Congo, 48. Catinat, 49. Hyazinthenflieder, 50. Charles X., 51. Gloire de Moulins, 52. Mad de Miller, 53. Grand duc Constantin, 54. Arthur Wiliam Paul, 55. Dr. Masters, 56. Mad. Casimir Perrier, 57. Decaisne, 58. Senateur Voland, 59. Dr. Ch. Jacob, 60. Pres. Massarol, 61. Andenken an Ludwig Spàth, 62. Mad. Francisque Morel, 63. Käthe Härlin, 64. Deuil d'Emile Gallée. 65. Frau Wilhelm Pfitzer, 66. Van Houtte, 67. Monument Carnot, 68. Maximovitz, 69. Dr. Maillott, 70. K. 43., 71. Banquise, 72. Cavour, 73. Taglinni, 75. Souv. de Luise Thibauld, 75. Mme Florent Stepmann, 76. Viviand Morel.

is hardly any distinction. The lilac flower shows some other properties that may be applied to the determination of the species.

The form of the *calyx* is variable. We distinguish infundibular, hemispherical, and semiovate calyx forms. The *infundibular* calyx broadens from the base towards the apex. Regarding the lobes we see two kinds *the short-lobed* infundibular calyx, where the lobes are as long as their basal width. Examples are seen in Leon Mathieu, Catinat, Mirabeau, Frau Berta Damman, Vauban etc. *long-lobed* infundibular calyx, where the lobes are longer than their basal width. Examples are met with in Lamartine, Charles X., Charles Joly etc. The *hemispherical* calyx is always short-lobed. It is the widest at the lobes. It differs from the infundibular calyx by its regular globularity, as in Guizot, Mme Leon Simon, Mme Casimir Perrier, Mme Abel Chatenay etc. *The semiovate* calyx is similar to the former one, its essential difference is, however, that the calyx is the widest at the basal part. Its lobes are usually short. Examples are seen in : Marie Legraye, Saturnale, Negro, Leopold II., Lucie Baltet, etc. (See the tables in colour).

In the *single flowered* form of the lilac species the corolla has a few well applicable properties. We have to mention first the form the *corolla tube*. We may distinguish two sorts of corolla tubes : 1. the cylindrical tube, where the width of the tube is the same from base to the lobes., as in Catinat, Mirabeau, Marie Legraye, Frau Wilhelm Pfitzer, Saturnale, Negro etc. 2. *infundibular corolla* tube, which broadens toward the apex, as in Lamartine, Leon Mathieu, De Marly, Boule azurée, Leopold II. etc. Noticable is the *form of the corolla lobe*. Four types are to be distinguished : narrow elliptical, broad elliptical, obovate, and orbicular corolla lobes. Within the first three types we may distinguish an acute and an obtuse character *of the corolla lobes*. Let us elucidate these types by examples. 1. *Broad elliptical corolla lobe* is not longer than twice its width, in general it is shorter. With two subtypes : *acute apical lobe* as in Lamartine, Decaisne, Leopold II, Lucie Baltet etc. and *obtuse apical lobe* as in Leon Mathieu. Catinat, De Marly, Marie Legraye, etc. 2. *The narrow elliptical lobe* is always longer than twice its width. Here also we distinguish two subtypes regarding the apex of the lobe : *acute apical lobe* as in Charles X., Reamure, etc. and the *obtuse apical lobe* as in Mirabeau, Danton etc. 3. *The obovate corolla lobe* is the broadest at its apex. This type has also two subtypes considering the form of the lobe apex : an *acute apical lobe* as in Saturnale, etc. and an *obtuse apical lobe* as in No. K. 42, etc. 4. *Orbicular* are the corolla lobes of President Lambeau, etc. (See the Tables in Colour.)

Besides the form of the corolla lobes important is their position. Essential is the width of the so called *lobe-sinus*. Generally we may distinguish two types: 1. broad lobe-sinus, where the lobes separate well, and are never in contact. Examples are seen in Catinat, Charles X., Leon Mathieu etc. 2. in the case of the *narrow lobe-sinus* the lobes are in contact with their margins at least at the lower part, as in Lamartine, President Lambeau, De Marly etc.

Considering the double flowered (flore pleno) species we have also met with some adequate properties. First of all we have to pay attention to the grade of doubleness that is the increasing of the petal-lobes takes place on how many »levels«. So we distinguish *simply compact* flower with one level above the original lobes, as we see in Guizot, Vauban, Paul Hariot, etc. *twofold compact* flowers as in Mme. Leon Simon, Mme Casimir Pérrier, Taglioni, etc., and finally manifold compact flowers as in Mme. Abel Chatenay, Mons. Maxime Cornu etc. In the flowers of the double species a well observable stamp is the form of the corolla tube. We distinguish stunted and elongated corolla tubes. The *stunted* (corpulent) corolla tube is at the most fourtimes longer than its width but it is in the most cases shorter. Examples are seen in Mme. Leon Simon, Mme. Casimir Pérrier etc. The *elongated* corolla tube is always longer than fourtimes its width, as we see in Guizot, Vauban etc.


## SUMMARY

1. The descriptions of lilac varieties hitherto given in literature are insufficient *to the precise determination of them.* For a proper determination of the varieties respectively, we have to take into account such properties that provide sufficient data

2 The compound racemose inflorescence of the lilac shows large-scale variety. After having examined the different species we have succeeded in distinguishing 7 main types: 1 *Simply compound* thyrse 2 *Slightly* twofold compound thyrse. 3. In the lower part twofold compound thyrse. 4. *In two-third part* twofold compound thyrse. 5. In *the greatest* part twofold compound thyrse. 6. Whorledly compound thyrse. 7. By-racemose compound thyrse.

3. In order to classify the different types of the twofold compound thyrse we have determined a *floral quotient* derived from the following formula: $A = \frac{h}{m}$ where, $h$ indicates the length of the main axis between the lowest and the uppermost nodes, $m$ marks the length of the main axis between the lowest node and that node which bears secondary lateral branches.

4. In the description of the inflorescence the length and node-number of the main axis, the flower-number and the density of the inflorescence, the formation of the bracts, the colour of single flowers. the formation of some flower parts, as the calyx, corolla, are of importance. A significant property is the density of the inflorescence determined by the density index. $T = \frac{V}{H}$ where $V$ indicates the flower-number of the inflorescence, and $H = \frac{h}{n}$ $h$ means the length of the main axis between the lowest and the uppermost nodes, and $n$ is the number of nodes. With the help of this index five density classes were established: very loose (index 1—5,9), loose (index 6—12), fairly dense (index 12,1—20), dense 20,1—26), and very dense (index 26,1—48). Taking the density index into account we have classified the 79 species into groups.

## EXPLANATION FOR TABLES IN FULL COLOUR

### Table I.

| | | |
|---|---|---|
| 1. Lamartine | 2. Guizot | 3. Leon Mathieu (at the beginning of blooming) |
| 4. Catinat | 5. Mirabeau | 6. Charles X. |
| 7. Unknown variety | 8. Frau B. Damman | 9. President Lambeau (at the begining of blooming) |
| 10. Leon Mathieu (at the end of blooming) | 11. Vauban | 12. Unknown variety. |
| 13. Mme Leon Simon | 14. Mme Casimir Périer | 15. De Marly |
| 16. Marie Legraye | 17. Boule azurée | 18. Mme Abel Chatenay |

### Table II.

| | | |
|---|---|---|
| 19. Decaisne (at the beginning of blooming) | 20. Frau W. Pfitzer | 21. Saturnale |
| 22. Negro | 23. Käthe Härlin | 24. Paul Hariot |
| 25. Senator Voland | 26. Boussingault | 27. Georg Bellair |
| 28. Grand duc Constantin | 29. Unknown variety | 30. Leopold II. |
| 31. Charles Joly | 32. Lucie Baltet | 33. Danton |
| 34. Decaisne (at the end of blooming) | 35. Congo | 36. Unknown variety |

### Table III.

| | | |
|---|---|---|
| 37. Réamur (at the beginning of blooming) | 38. Leo Gambetta | 39. Godron |
| 40. Hippolit Maringer | 41. Taglioni | 42. Viviand Morel |
| 43. Unknown variety | 44. Julius Ferry (at the end of blooming) | 45. Unknown variety |
| 46. Reine Elisabeth | 47. Mme de Miller | 48. Gloire de Moulins |
| 49. Edouard André | 50. Unknown variety | 51. Christophe Colomb |
| 52. Unknown variety | 53. Mme Francisque Morel | 54. Doyene Keteléer |

### Table IV.

| | | |
|---|---|---|
| 55. Louis Van Houtte | 56. Jeanne d'Arc | 57. Unknown variety |
| 58. Comte de Kerchove | 59. Mmme Antoine Buchner | 60. Marechal Bassompierre |
| 61. Unknown variety | 62. Miss Ellen Willmott (at the beginning of blooming) | 63. Goliath |
| 64. Hyazinthenflieder | 65. Mme Florina Stepmann | 66. Cavour |
| 67. Réamure (at the end of blooming) | 68. Julius Ferry (at the begining of blooming) | 69. Colbert |
| 70. Unknown varitey | 71. Michel Buchner | 72. President Lambeau (at the end of blooming) |

**Table V.**

73. Maximovitz
74. Unknown variety
75. Dr Masters
76. Charles Sargent
77. Banquise
78. Renatus Jarry-Desloges
79. Waldeck-Rousseau
80. President Massarol
81. Dr Charles Jacob
82. Miss Ellen Willmott (at the end of blooming)
83. Unknown variety
84. Mme Lemoine
85. Dr Maillot
86. Julius Simon
87. Dr Lindley
88. President Falliéres
89. Andenken an Ludwig Späth
90. Mons. Maxime Cornu
91. Hyacinthiflora

The tables were painted by Miss Vera Csapody.

## LITERATURE

1. *Hartwig:* III. Gehölzbuch. II. Aufl. Parey, Berlin 1892, pp. 372.
2. *Dippe, L.:* Handb. d. Laubholzkunde. I. Bd. Parey, Berlin 1889, p. 112.
3. *Schneider, C. K.:* Ill. Handbuch. d. Laubgehölzkunde. II. Bd. Fischer Jena, 1912 pp 771—785
4 *Hegi, G :* Ill. Flora v. Mitteleuropa. Bd. V. p. 3. 1912
5 *Boerner, F :* Laubgehölze, Rosen u. Nadelgehölze. Killinger, Nordhausen 1938 pp 330—333
6. *Krüssmann :* Laubgehölze.
7. *Filarszky, N.:* Növénymorfológia. Franklin, Budapest 1911. p. 635.
8 *Schumann, L :* Praktikum f. morph. u. syst. Botanik. Fischer, Jena 1904. p 83
9. *Späth, L.:* Späth—Buch, 1920. pp. 222—227.
10. *Schrikker, S :* Catalogue of the Schrikker Nursery. 1937—38. pp. 57—59.
11. *Parey, S.:* Blumengärtnerei. Parey, Berlin 1932. pp. 192—193.
12. *Rehder, A.:* Manual of cultivated trees and shrubs. New York 1927.

## ИССЛЕДОВАНИЯ КИСТЕЙ СИРЕНИ

Дьёрдь Манди

Селекционная стация табака, Эрд

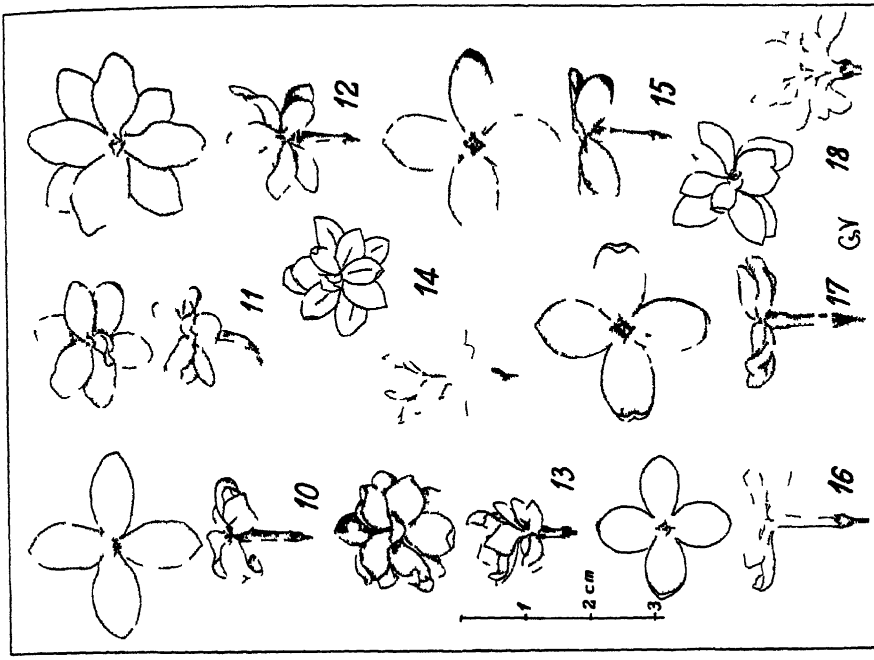
### (РЕЗЮМЕ)

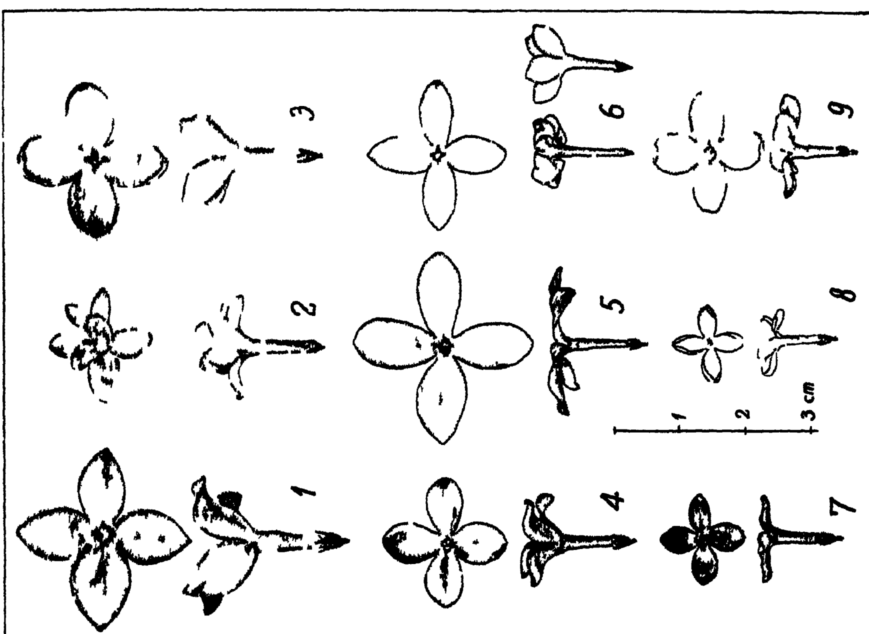
1. Описания разновидностей сирени, встречаемые до сих пор в литературе, недостатоуны для их точного определения. Для правильного определения данной разновидности, мы должны принять в соображение свойства, представляющие достаточные данные.

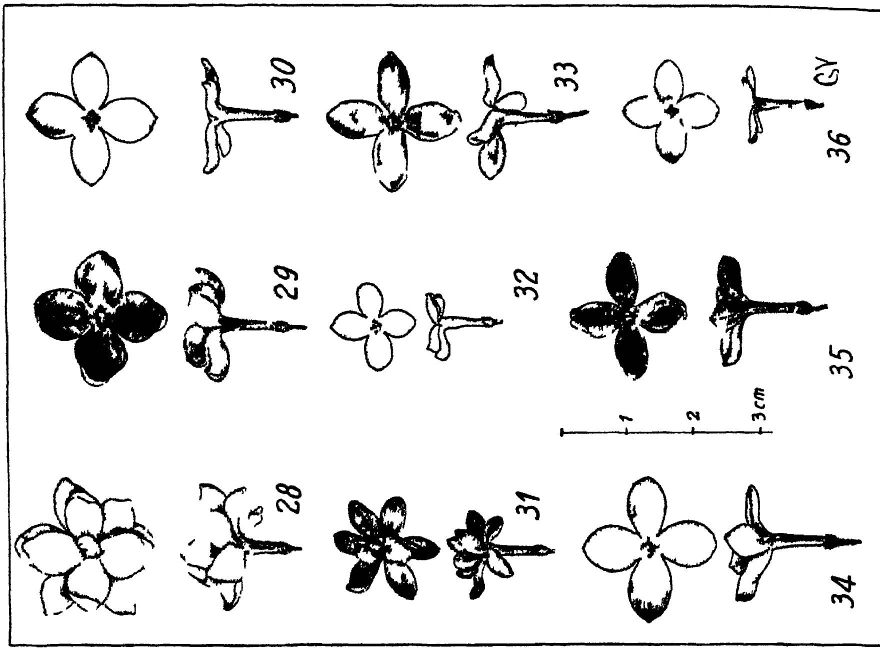
2. Сложное кистеносное цветорасположение сирени показывает далекоидущие различия. Исследовав различные виды, нам удалось различить следующие главные виды: 1. Единично сложенная кисть. (»Thyrsus«). 2. Двойная слегка сложенная кисть. (»Thyrsus«). 3. В нижней части двойная сложенная кисть. (»Thyrsus«). 4. В двух третях сложенная кисть. (»Thyrsus«). 5. Преимущественно сложенная кисть. (»Thyrsus«). 6. Сложенная кисть (»Thyrsus«) с кольцом листьев вокруг стебля. 7. Прикистенностная сложенная кисть. (»Thyrsus«).

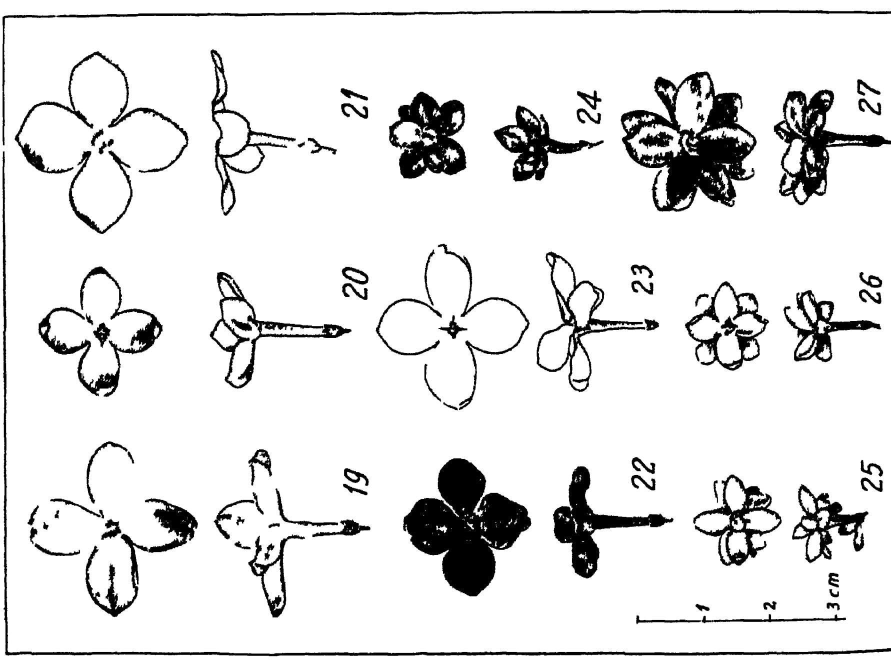
3. С целью классификации различных типов вдвойне сложенной кисти (»Thyrsus«) мы определили цветочный квотиент, выведенный из следующей формулы: $A \times \frac{h}{m}$, где $h$ означает длину главной оси между нижним и высшим бугорком, $m$ — длину главной оси между нижним бугорком и несущим второстепенные боковые ветки.

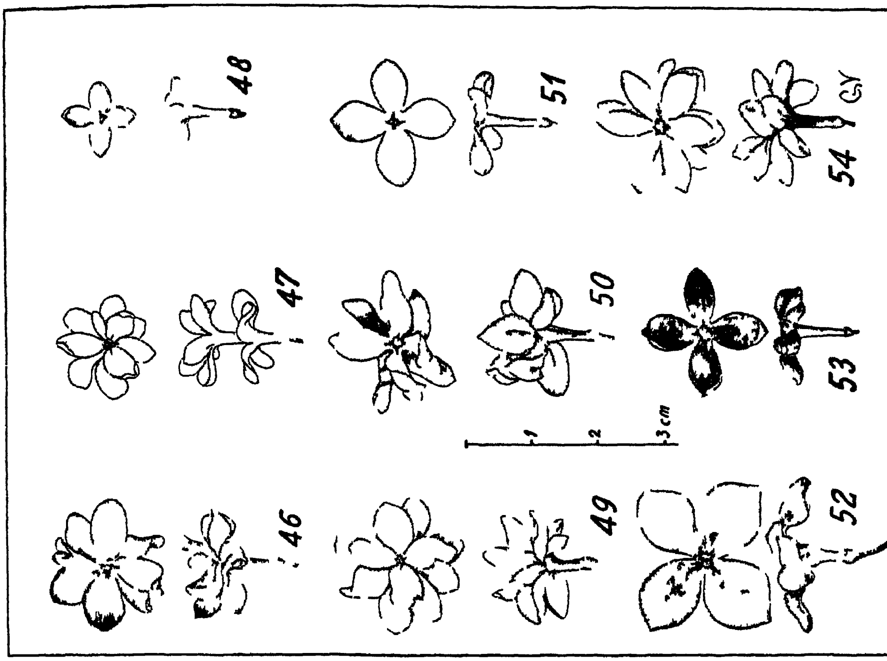
4. В описании цветорасположения очень важны, длина и число бугорков главной оси, число цветов и плотность, цветорасположения образование подцветных листков под кистью, (»Thyrsus») цвет единичных цветков, образование некоторых других частей цветков, как чашечка, венчмк. Ваным свойством является, определенная показателем плотности, плотность цветорасположения. $T \times \frac{V}{H}$ где V означает число цветов цветорасположения и $H \times \frac{h}{n}$, где $h$ означает длину главной оси между низшим и высшим бугороком, а $n$ - число бугороков. С помощью этого показателя было установлено 5 классов плотности: очень рыхлая, свободная (показатель 1—5,9) рыхлая (показатель 6—12), довольно плотная, (показатель 12,1—20), плотная (20,1—26), очень плотная (показатель 26,1—48). Принимая во внимание плотность мы подразделили 79 видов на группы.

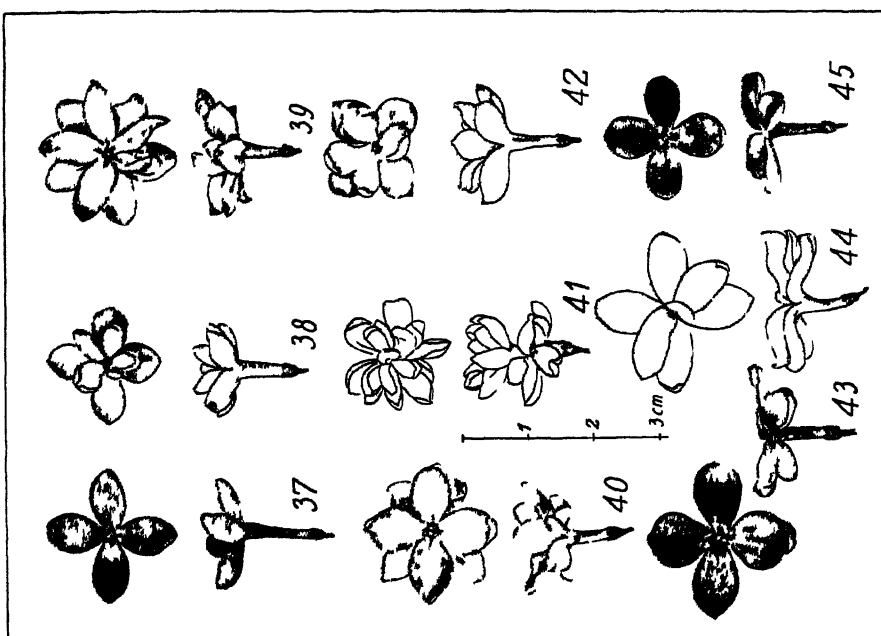

10
11
12
13
14
15
16
17
18
GY
1
2 cm
3

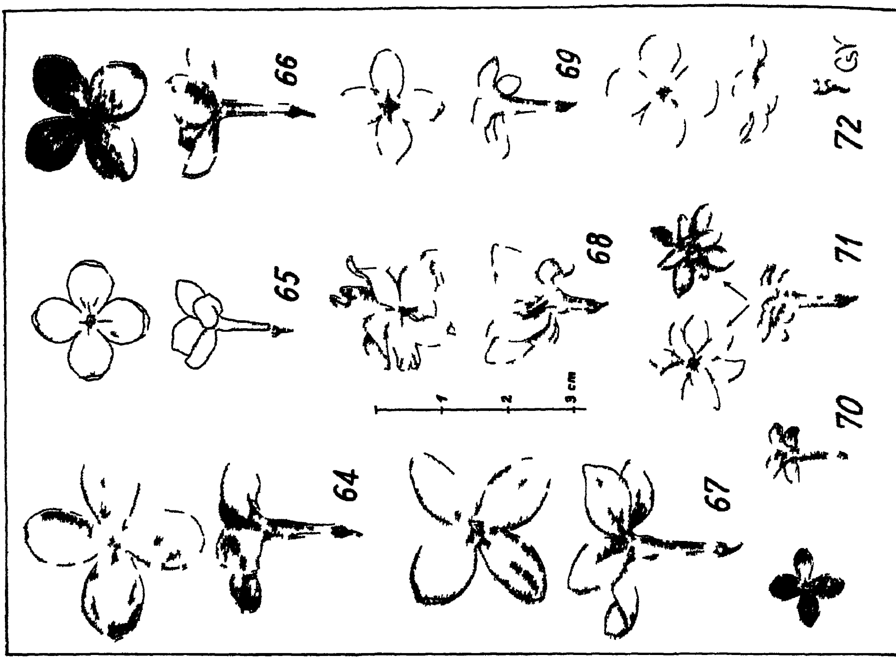

1
2
3
4
5
6
7
8
9
1
2
3 cm

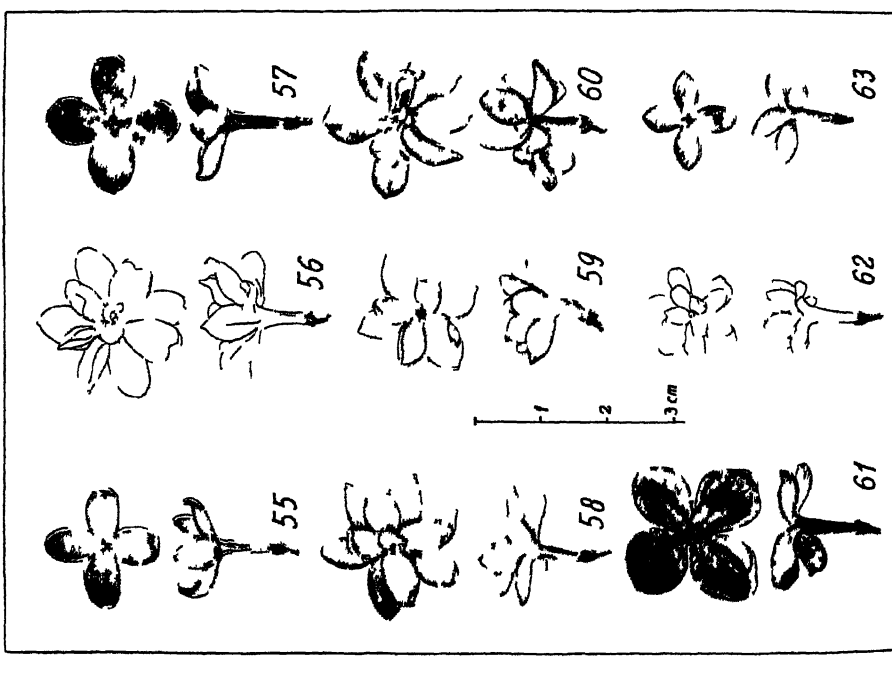

28
29
30
31
32
33
34
35
36
1
2
3cm
GY

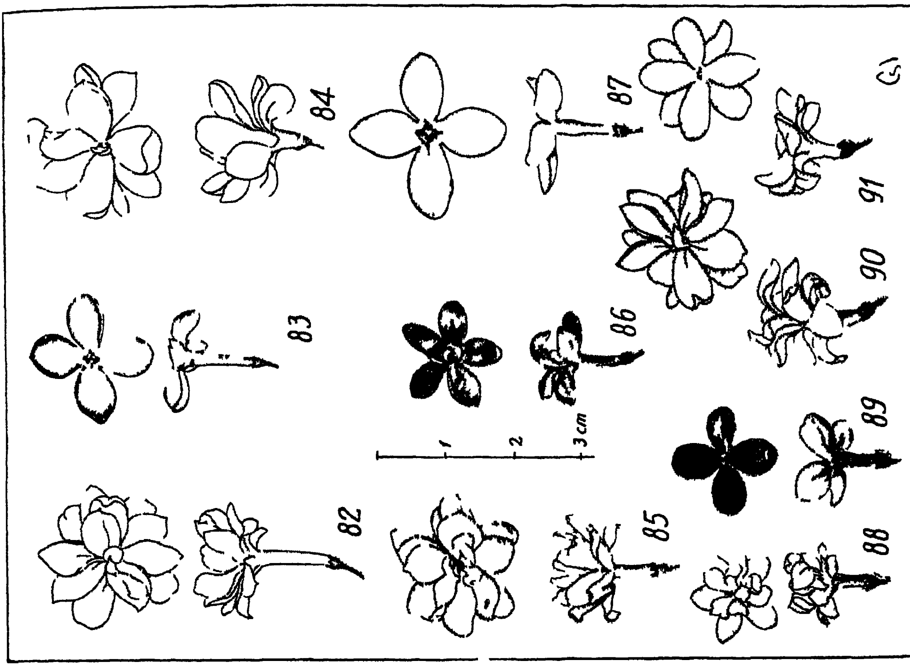

19
20
21
22
23
24
25
26
27
1
2
3cm

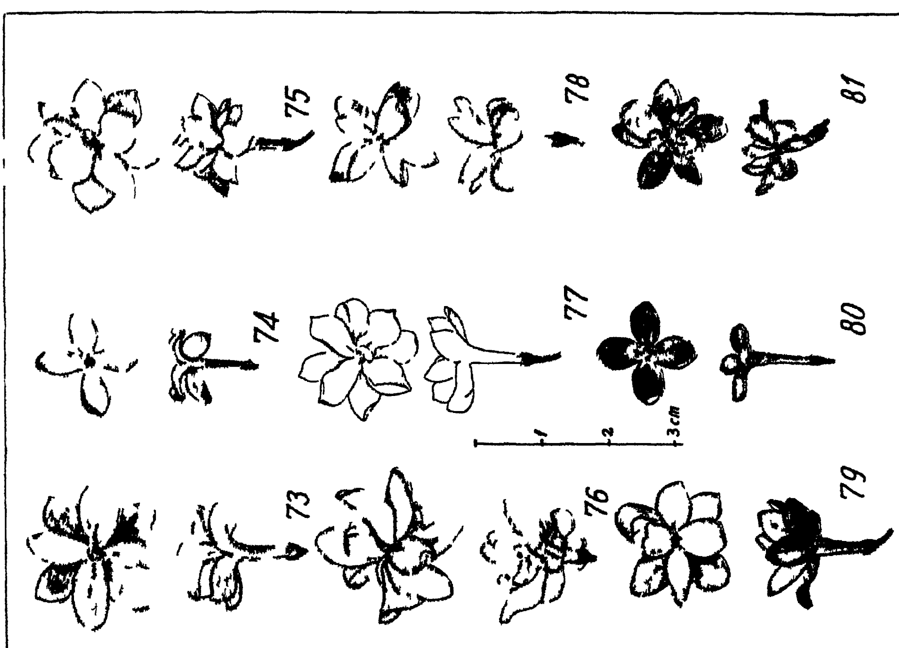

46
47
48
49
50
51
52
53
54
1
2
3cm


37
38
39
40
41
42
43
44
45
1
2
3cm


64
65
66
67
68
69
70
71
72
1
2
3 cm
GY


55
56
57
58
59
60
61
62
63
1
2
3 cm


82
83
84
85
86
87
88
89
90
91
1
2
3 cm


73
74
75
76
77
78
79
80
81
1
2
3 cm

# XYLOTOMISCHER BESTIMMUNGSSCHLÜSSEL DER HEUTE LEBENDEN KONIFEREN-GATTUNGEN

*Pál Greguss*

Bot. Institut der Universität Szeged

(Eingegangen am 12. VII. 1950.)

Der Verfasser verarbeitete in seiner in Vorbereitung befindlicher Arbeit betitelt: *Xylotomie der Koniferen* etwa 320 Arten der heute lebenden sämtlichen Koniferen- Gattungen, um sie auf xylotomischer Grundlage leicht und verlässlich bestimmen zu können. Zu diesem Zwecke beschaffte er aus allen Teilen der Welt Untersuchungsmaterial, welche genau bestimmt wurden, und bereitete von diesen dreierlei Schnitte, und von den Schnitten Mikro-photogramme von 5,5 × 7,3 cm, sowie je eine Ergänzungszeichnung in Tafeln. Auf Grund der Untersuchung von allen heute lebenden 53 Koni-feren-Gattungen, bzw. etwa 320 Arten wurde dieser Bestimmungsschlüssel aufgestellt, welcher die ähnlichen Bestimmungsschlüssel von *Gothan*, *Hollendonner*, *Kräusel*, *Neger*, *Peirce*, *Phillips*, *Gammerman*, *Nikitin*, *Nikolaeva* etc. teils berichtigt, teils ergänzt.

Zwecks der grösserer Übersicht werden die Koniferen-Gattungen auf Grund ihrer xylotomischen Eigenschaften in die Gruppen I—VI eingeteilt, innerhalb welcher noch kleinere Einheiten aufgestellt werden. Als Unterscheidungsmerkmale dienen im *Querschnitt*: ob die Tracheiden eckig, oder rundlich sind, ob Harzgänge vorhanden sind, ferner die Schärfe oder Verschwommenheit der Jahresringgrenze etc. Im *Tangentialschnitt*: Höhe und Breite der Markstrahlen, Glätte und Tüpfelung der Tangentialwände der Markstrahlzellen, Tüpfelung und Verdickung der Tracheiden, Glätte und Tüpfelung der Horizontalwände der Parenchymzellen, Stärke und Anzahl der Epithelzellen in den Harzgängen etc. Im *Radialschnitt*: Anzahl, Anordnung und Grösse und Struktur der Hoftüpfel auf den Wänden der Tracheiden, Anwesenheit von Markstrahltracheiden, Zusammensetzung der Markstrahlzellen, Tüpfelung der Horizontal-, Tangential- und Radialwände, Vorhandensein von Ansätzen, ferner Anzahl und Beschaffenheit der in einem Kreuzungsfelde befindlichen Tüpfel.

## *Bestimmungen der einzelnen Gattungen.*

### I.

*Radialwände der Tracheiden mit einreihigen vereinzelten Hoftüpfeln, oder zwei- bis fünfreihig abwechselnd dicht aneinandergereiht. Im letzteren*

*Falle Hof der Hoftüpfel ähnlich den Bienenzellen, zumeist sechseckig. Falls sie sich in einzelnen senkrechten Reihen berühren, Berührungslinie wagerecht. (Radialschnitt = R.) Tangentialschnitt der Markstrahlen ± fassförmig. (Tangentialschnitt = T.) Bei einigen Arten äusserst selten auch Parenchyme. (Agathis hypoleuca.)*

*Agathis und Araucaria.* (Taf. 4. u. 6. Phot. 13—16 u. 21—24.)

II.

*In sämtlichen Tracheiden des Holzes einzeln, paarweise, zu viert, oder noch dichter, verhältnismässig dünne spirale Verdickung. (R.) Keine Harzgänge. (Q.) (Amentotaxus, Cephalotaxus, Nothotaxus, Torreya, Taxus.)*

*A)* Längsparenchyme. (T., R.)

*a)* Längsparenchyme in kleineren oder grösseren auffälligen Haufen. Ihr Durchmesser vorwiegend zweimal so gross, wie der der neben ihnen befindlichen Tracheiden. (Q.) In einem Kreuzungsfeld gewöhnlich 1—2, in den Kantenzellen 2—3 runde Tüpfel. Spiralen in den Tracheiden, nicht einmal im Spätholz dicht geordnet, vielmehr vereinzelt oder paarweise, oder zuviert. Je zwei Spiralen umfassen gewöhnlich die Öffnung der Hoftüpfel. Wagerechte Wände der Längsparenchyme und der Markstrahlen glatt oder getüpfelt.

*Amentotaxus.* (Taf. 5., Phot 17—20.)

*b)* Querschnitte der Parenchymzellen unterscheiden sich im Umfang nicht wesentlich von den der benachbarten Tracheiden. (Q.) Spirale ordnen sich in den Tracheiden im allg. paarweise, verhältnismässig spärlich und verlaufen fast wagerecht, oder in einem Winkel von 45° zur Achse. In den Kreuzungsfeldern der Markstrahlen zumeist 2—6 winzige cupressoide (taxodioide) Tüpfelchen. (R.) Ansatz[1] möglich. Tangentialwände glatt.

*Torreya.* (Taf. 48., Phot. 189—192)

*c)* Spirale im allg. wagerecht, sowohl in den Früh-, wie in den Spättracheiden, vereinzelt oder dicht aneinanderfolgend. In den Kreuzungsfeldern der Markstrahlen gewöhnlich 1—2, in den Kantenzellen 1—3 piceoide Tüpfel. (R.) Tangential- und Radialwände im allg. glatt, wagerechte Wand der Parenchyme glatt oder knotig.

*Cephalotaxus.* (Taf. 14., Phot. 53—56.)

*B)* Keine Längsparenchyme.

*a)* In einem Kreuzungsfeld 1—2 (3) kleine oder grössere Tüpfel, in den Kantenzellen 2—4. *Taxus* (Taf. 44., Phot. 173-176).

1) Ansatz = Ansatz d. tang Wand *vertieft. (Indenture* bei *Peirce.)*

KONIFEREN — GATTUNGEN. (Nach G

| Spira | Markstrahltracheiden | Parenchyme | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Horiz.-wand | | | Horiz.-war | |
| | | Glatt | Getupfelt | Kristalle | Glatt | Getupfelt |
| | × | — | + | + | — | + |
| – | — | + | — | — | + | — |
| – | — | + | — | — | | — |
| – | — | + | — | — | + | — |
| – | — | — | + | — | × | |
| – | — | — | — | — | — | — |
| – | — | × (?) | + | — | — | + |

*b)* Jahresringgrenze scharf. Querschnitt der Tracheiden abgerundet. Durchm. der Frühtracheiden 18—20 $\mu$ (Q) Höhe der Markstrahlen 6—8 (10 $\mu$) Zellen. Die spiralverlaufenden Leisten ziemlich dicht, einzeln laufend. Lage horizontal, oder $\pm$ schief. Die Spirale verlaufen in Entfernung cca 6—8 $\mu$ voneinander. (T) Höhe der Markstrahlzellen 18—24 $\mu$ Breite 6—7 $\mu$. Horizontalwand hie und da getüpfelt. Tangentialwand glatt, vertiefter Ansatz möglich. In einem Kreuzungsfeld 2—4 Tüpfel, in den Kantenzellen 4—6 am meisten übereinander. Diameter der Tüpfel 5—6 $\mu$, Öffnung 4 $\mu$. Lage schief, oder senkrecht. Parenchyme fehlt. (R).

*Nothotaxus.* (Taf. 52 Phot. 205—208).

III.

*Markstrahlen heterogen, aus Parenchymen und Quertracheiden bestehend. (R.) (Cedrus, Larix, Picea, Pinus, Pseudotsuga, Tsuga.)*

*A)* Im Holze wagerechte und senkrechte Harzgänge. (Q.)

*(Pseudotsuga, Larix, Picea, Pinus.)*

*a* Dünnwandige Epithelzellen. (Q., T.)

*Pinus.* (Taf. 34., Phot. 133—136).

*b)* Dickwandige Epithelzellen. (Q., T.) *(Pseudotsuga, Larix, Picea.)*

*α)* Im allg. 5—7 Epithelzellen ; Tracheiden, manchmal auch Quertracheiden mit spiraler Verdickung. (T.)

*Pseudotsuga.* (Taf. 38., Phot. 149—152).

*β)* Im allg. 8—10 Epithelzellen. (T.) Auf den Wänden der Spättracheiden dichte spirale Verdickung. Bei Frühtracheiden im allg. selten. *(P. Wilsoni.)* (R., T.). Zwillingstüpfel auf den Radialwänden der Frühtracheiden ziemlich selten. (R.) Längsparenchyme fehlen oder sehr selten. Innenseite der Quertracheiden glatt oder mit winzigen spitzen Zacken. (R.) In einem Kreuzungsfeld 2—6 winzige piceoide Tüpfel.

*Picea.* (Taf. 33., Phot. 129—132).

*γ)* Im allg. 10—14 Epithelzellen. (T.) Nur wenige, vorwiegend in der Nähe der Jahresringgrenze befindliche Längsparenchyme. (Q., R.) Auf den Wänden der Frühtracheiden Zwillingstüpfel ziemlich häufig. (R.)

*Larix.* (Taf. 27., Phot. 105—108).

*B)* Harzgänge fehlen. (Q.)

*a)* Markstrahlen 20—30 Zellen hoch. Torus der Hoftüpfel gewöhnlich gekerbt.

*Cedrus.* (Taf. 13., Phot. 49—52).

*b)* Markstrahlen 1—10 (12) Zellen hoch. Torus der Hoftüpfel glattrading oder unsichtbar.

*Tsuga.* (Taf. 49., Phot. 193—196).

IV.

*Markstrahlen homogen, demnach enthalten sie nur Parenchymzellen. Auf allen Wänden der Markstrahlen, somit auf den wagerechten, tangentialen und Radialwänden mehrere einfache, meist runde, piceoide oder cupressoide, oder elliptische und taxodioide kleine Tüpfel. (R.) Tangentialwand kann auch glatt sein. Zumeist perl- oder kammartig verdickt. (T.) Längs verlaufende Harzgänge fehlen, höchstens vereinzelte Harztaschen. Längsparenchyme vorhanden, doch mitunter fehlend. Ansatz möglich, oder fehlend. (Abies, Arceuthos, Cupressus, Diselma, Fitzroya, Juniperus, Keteleeria, Libocedrus, Pherosphera, Pilgerodendron, Pseudolarix).*

*A)* Auf den wagerechten und Radialwänden der Markstrahlen einfache runde oder schwach elliptische Tüpfel. (Q., T.) Auf den Tangentialwänden (T.) die Verdickungen *eher eckig*, im spitzen Winkel abstehend, gezackt, *fast zahnradartig*. Tangentialwand der Markstrahlparenchyme $\pm$ siebartig, mit 3—10 einfachen Tüpfeln ; vereinzelt auch glatt. (T.) Holzparenchyme spärlich oder häufig. *(Abies, Diselma, Fitzroya, Keteleeria, Pseudolarix.)*

*a)* Markstrahlen 1—45 Zellen hoch. *(Abies, Keteleeria.)*

*α)* Schmalem Frühholz folgt plötzlich breites Spätholz. Wand der Spättracheiden dick, Querschnitt eckig oder abgerundet. (Q.) Auf den Radialwänden der Frühtracheiden Zwillingstüpfel häufig. (R.) Holzparenchyme häufig.

*Keteleeria.* (Taf. 26., Phot. 101—104).

*β)* Frühholz geht graduell in das Spätholz über ; Holzparenchyme selten, mitunter fehlend. Harztaschen möglich. Längsparenchyme harzfrei. Tüpfel eher taxodioid.

*Abies.* (Taf. 1., Phot. 1—4).

*b)* Markstrahlen 1—24 Zellen hoch, Radialwand der Frühtracheiden enthält manchmal Zwillingstüpfel. (R.)

1. Viele Kristalle in den Spättracheiden und in den Kantenzellen. Hoftüpfel auf der Radialwand schmiegen sich manchmal längsreihig dicht aneinander. Torus ungezackt. Im Kreuzungsfeld 3—6 runde oder taxodioide Tüpfel.

*Pseudolarix.* (Taf. 37., Phot. 145—148).

2. Kristalle in den Tracheiden und in den Markstrahlen fehlen. In den Kreuzungsfeldern der Markstrahlen 1—5 cupressoide Tüpfel, Durchmesser 6—8 $\mu$. Markstrahlen kaum harzig. Verzierte Hoftüpfel. Wagerechte Wand des Holzparenchyms getüpfelt, ebenso wagerechte und tangentiale Wand der Markstrahlzellen. Ansätze vereinzelt.

*Fitzroya*. (Taf. 21., Phot. 81—84).

*c)* Markstrahlen 1—12 Zellen hoch. Ein-, mitunter zweischichtige Markstrahlzellen 18—20 $\mu$. Tüpfel der Tracheiden einreihig. Ansatz fehlt. Parenchymzellen nicht harzig. Parenchyme häufig. Wagerechte und tangentiale Wände getüpfelt. In einem Kreuzungsfeld 2—4 cupressoide Tüpfel. Wagerechte Wand der Parenchyme getüpfelt. Vereinzelt Quertracheiden. Jahresringe nur 10—12 Tracheiden breit.

*Diselma*. (Taf. 20., Phot 77—80).

*B)* Wagerechte Wand der Markstrahlen getüpfelt, tangentiale Wand eher *perl-* oder *rosenkranzartig* verdickt, oder gelegentlich glatt. Auf mancher tangentialen Wand nur 1—2 punktartige Verdickungen. (R.) Verdickungen auf der Tangentialwand der Markstrahlen *mehr oder weniger leiterartig*. (T.) Markstrahlen mit juniperoider oder cupressoider Tüpfelung. *(Arceuthos, Cupressus, Juniperus, Libocedrus, Pherosphera. Pilgerodendron).*

*a)* Markstrahlen 1—6 Zellen hoch. In einem Kreuzungsfeld 2—3 Tüpfel, vorwiegend übereinander gelagert.

*Pherosphaera*. (Taf. 31., Phot. 121—124).

*b)* Markstrahlen 1—30 Zellen hoch.

*a)* Juniperoide Tüpfelung. In einem Kreuzungsfeld 1—2, in den Kantenzellen 3—4 juniperoide Tüpfel. Höhe der Markstrahlen veränderlich, Zellenhöhe wenigstens 14 $\mu$. Ansatz vorhanden. Querschnitts-Durchmesser der Tracheiden 12—30 $\mu$. Wagerechte Wand der Markstrahlzellen getüpfelt. Querwände d. Holzparenchyme meist getüpfelt, oder glatt *(J. oxicedrus, I. rigida)* Mitunter Quertracheiden.

*Juniperus, (Arceuthos)* (Taf. 25. u. 7., Phot. 97—100, u. 25—28).

*β)* Cupressoide Tüpfelung. *(Libocedrus, Cupressus, Pilgerodendron.)*

1. Markstrahlen 10—24 Zellen hoch. 1, gelegentlich 2 schichtig. In einem Kreuzungsfeld 2—4, in den Kantenzellen 6—4 cupressoide Tüpfel. Stark harzhaltig. Markstrahlzellen 22—27 $\mu$ hoch. Wagerechte Wände glatt oder getüpfelt. Markstrahlen mitunter zweischichtig. Tangentialwand der Tracheiden stark getüpfelt. Ansatz möglich.

*Libocedrus*. (Taf. 28., Phot. 109—112).

2. Markstrahlen 1—30 Zellen hoch. Ein-, manchmal zweischichtig. Markstrahlzellen unter 20 $\mu$. hoch Harzgehalt. Breiter Hof, Öffnung spaltenförmig. Wagerechte Wand der Markstrahlzelle dünn und schwach getüpfelt. Ansatz vereinzelt. In einem Kreuzungsfeld 2—4 Tüpfel. (Quertracheiden.)

*Cupressus*. (Taf. 18., Phot. 69—72)

3. Querschnitt d. Tracheiden quadratisch. Radialmass der Frühtracheiden 40—60 $\mu$ (Q) Höhe der Markstrahlen 20—22 Zellen. Einschichtig, gelegentlich teilweise zweischichtig. Parenchyme vorhanden, mit starckem Harzinhalt. Querwände glatt oder fein knötig Höhe der Markstrahlzellen 18—20 $\mu$ Breite 13—14 $\mu$. Tangentialwände der Markstrahlparenchymzellen mitunter leiterartig verdickt. (T)

Horizontalwand glatt, oder sehr spärlich, getüpfelt. In einem Kreuzungsfeld 1—3 Tüpfel, in den Kantenzellen 4—5 in unregelmässiger Anordnung. Diam. 6. 7. $\mu$ Öffnung der Poren 4—5 $\mu$, wagerecht oder schief, Tangentialwand glatt oder sehr fein perlschnurartig verdickt. Vertiefter Ansatz fehlt oder unsicher.

*Pilgerodendron*. (Taf. 53., Phot. 209-212).

## V.

*Wagerechte Wände der Markstrahlen schwach oder stark getüpfelt, Tangentialwände gewöhnlich glatt, höchstens 1—2 punktartige Verdickungen. (R.) Tangentialwände der Markstrahlen glatt oder leiterartig, netz- oder siebähnlich. (T.) Radialwände der Tracheiden mit einfachen oder Zwillingstüpfeln, 3—5 Tüpfel nebeneinander. Tüpfelung taxodioid, cupressoid und podocarpoid. (R.) Längsparenchyme vorhanden oder fehlend. Wagerechte Wände glatt oder getüpfelt. Markstrahlen 1—60 Zellen hoch. (T.) Ansatz an- oder abwesend. (Athrotaxis, Biota, Chamaecyparis, Cunninghamia, Cryptomeria, Glyptostrobus, (Podocarpus), Saxegothea, Sequoia, Taxodium, Metasequoia, Microbiota, Thuja und Thujopsis.)*

*A)* Markstrahlen 1—60 Zellen hoch, (T.) stellenweise zweireihig. Tüpfelung der Tracheiden im Frühholz zwei- oder mehrreihig. Viele Holzparenchyme, mitunter tangential aufgereiht. Wagerechte Wände (2—4 $\mu$) mit mehreren Tüpfeln. (R.) Tangentialwand der Markstrahlen glatt. Diagonaler Durchmesser der Frühtracheiden 10—30 $\mu$ und der tangentiale 30—80 $\mu$. Diagonaler Durchmesser der Spättracheiden 10—30 $\mu$ und der tangentiale 40—70 $\mu$. Spätholz wird durch Eisenchlorid schwarz. In einem Kreuzungsfeld 1—6 cupressoide oder taxodioide Tüpfel neben-

einander, oder in zwei Reihen übereinander. Neben Porenöffnung Hof wie zwei Halbmonde. Ansatz vorhanden oder fehlend.

*Taxodium.* (Taf 43., Phot. 169—172).

*B)* Markstrahlen 1—30 (40) Zellen hoch. (T.) *(Biota, Chamaecyparis, Cunninghamia, Cryptomeria, Glyptostrobus, Saxegothea Sequoia, Thuja Thujopsis, Metasequoia, Microbiota.)*

*a)* Ansatz häufig. *(Biota, Cryptomeria, Cunninghamia, Glyptostrobus Thujopsis.)*

*α)* Markstrahlen 1—24 Zellen hoch. Etwa Hälfte der Markstrahlen zweireihig, wagerechte Wand der Parenchyme schwach knotig. (R.) Markstrahlzellen durchschnittlich 22—27 $\mu$ hoch. Querschnitt der Tracheiden viereckig. Tüpfelung der Radialwände einreihig. Wagerechte Wände der Markstrahlen mit ziemlich vielen primären Tüpfeln. In einem Kreuzungsfeld 1—3 cupressoide oder taxodioide Tüpfel. Zellen manchmal harzhaltig. Tangentialwand glatt. Ansatz möglich.

*Thujopsis.* (Taf. 47., Phot. 185—188).

*β)* Markstrahlen zumeist einreihig, vereinzelt zweireihig, und 1—22 Zellen hoch. Hoftüpfel der Frühtracheiden stellenweise zweireihig. Viele primäre Tüpfel auf der wagerechten Wand der Markstrahlen, während Tangentialwand glatt ist. Wagerechte Wand der Parenchyme glatt oder etwas knotig. Markstrahlzellen 10—14 $\mu$ hoch, 10—12 $\mu$ breit. Verhältnis etwa 1 : 1,5. In einem Kreuzungsfeld 2—3 winzige cupressoide Tüpfel. Starker Harzgehalt.

*Biota.* (Taf. 10., Phot. 37—40).

*γ)* Ansatz nur im Frühholz gut wahrnehmbar, im Spätholz weniger. Markstrahlen 1—30 Zellen hoch, selten zweireihig. Wagerechte Wand der Markstrahlen gewöhnlich dünn (1—3 $\mu$), vereinzelt mit einfachen Tüpfeln, auf der Tangentialwand stellenweise 1—2 winzige Knötchen. (R.) Wände der Frühtracheiden manchmal mit zweireihigen, sehr selten dreireihigen Hoftüpfeln. In einem Kreuzungsfeld gewöhnlich 2—6 einfache cupressoide und glyptostroboide Tüpfel, manchmal in 2—3 Reihen ungleichmässig verteilt. Wagerechte Wand der Parenchyme getüpfelt oder glatt. Querschnitt der Markstrahlen länglich elliptisch oder sechseckig. Halbmondförmiger Hof um die Markstrahltüpfel. Stellenweise Harzgehalt.

*Glyptostrobus.* (Taf. 24., Phot. 93—96).

*δ)* Markstrahlen 1—24 Zellen hoch, mitunter zweireihig. In einem Kreuzungsfeld 1—2—4, in den Kantenzellen 4 cupressoide oder taxo-

dioide Tüpfel. Markstrahlzellen nicht harzig. Tracheiden mit ein-, manchmal zweireihiger Tüpfelung. Parenchyme zahlreich, wagerechte Wände glatt oder knotig. Diagonaler Durchmesser der Frühtracheiden 7—15 μ, der tangentiale 30—50 μ. Bei Spättracheiden diagonaler Durchmesser 7—15 μ und der tangentiale 30—60 μ. Wand der Frühtracheiden 1,5—5 μ dick, die der Spättracheiden 4—8 μ. Wagerechte und tangentiale Wand der Markstrahlzellen glatt. Ansatz gut sichtbar. Zwei Halbmonde um die Porenöffnung der Markstrahltüpfel.

*Cryptomeria*. (Taf. 16., Phot. 61—64).

*ε)* Ansatz nur im Frühholz gut wahrnehmbar. Markstrahlen 1—30 Zellen hoch, 1—2-schichtig. Holzparenchyme zahlreich. Tangentialwand der Parenchyme enthält grosse runde, einfache Tüpfelreihen. In einem Kreuzungsfeld 2—4 cupressoide Tüpfel übereinander, oder in den innere Zellen nebeneinander. Radialer Durchmesser der Frühtracheiden 35—80, der tangentiale 30—60 μ. Bei den Spättracheiden radialer Durchmesser 10—18 μ, der tangentiale 30—60 μ. Harzplättchen (Crassulae) ziemlich häufig. Markstrahlzellen stellenweise harzig, wagerechte Wand (1—3 μ) und tangentiale Wand glatt. Neben Porenöffnung der Markstrahltüpfel Hof als zwei Halbmonde.

*Cunninghamia* (Taf. 17., Phot 65—68).

*b)* Ansatz fehlt oder selten. *(Sequoia, Chamaecyparis.)*

*γ*. Markstrahlen 1—30 Zellen hoch, manchmal zweireihig. Hoftüpfel der Tracheiden im Frühholz manchmal zweireihig, evtl. dreireihig. Im Quadratmillimeter 85—90 Markstrahlen und 400—500 Markstrahlzellen. In einem Kreuzungsfeld 1—2, in den Kantenzellen 1—3 Tüpfel. Im Spätholz eher cupressoid, im Frühholz taxodioid. Wagerechte Wand der Parenchyme glatt, oder selten knotig. Wagerechte Wand der Markstrahlen mit wenigen zerstreuten Tüpfeln, Tangentialwand glatt. Hof als zwei Halbmonde um die Markstrahltüpfel.

*Sequoia*. (Taf. 41., Phot. 161—164).

*β*. Markstrahlen 1—24 Zellen hoch, zum Teil zweireihig. Durchschnittliche Höhe der Markstrahlzellen unter 20 μ. Ansatz fehlt oder sehr selten. Holzparenchyme reichlich. Wagerechte Wände der Holzparenchyme unregelmässig verdickt, knotig oder glatt. Ausnahmsweise Markstrahltracheiden. Radialwand der Tracheiden mit einreihiger Tüpfelung, Durchmesser ca. 35 μ. Querschnitt der Markstrahlen kreisförmig. Wagerechte und tangentiale Wand im allg. glatt. Porenöffnung der Markstrahltüpfel umfasst nicht den Hof.

*Chamaecyparis*. (Taf. 15., Phot. 57—60).

*c)* Markstrahlen 1—20 Zellen hoch. (T.) *)Athrotaxis, Thuja, Saxegothea, Metasequoia, Microbiota.)*

*α)* Markstrahlen 1—15 Zellen hoch, einschichtig, stellenweise zweischichtig. Ansatz häufig. *Wagerechte Wand dick, spärlich getüpfelt,* Tangentialwand glatt oder mit winzigen primären Tüpfeln. (R.) In einem Kreuzungsfeld 1—4 (6) Tüpfel, Durchmesser 7—8 μ; Öffnung 3—5 μ lang, 1,5—2 μ weit. Spätholz mit Eisenchlorid-Lösung ohne Tannin-Reaktion.

*Thuja.* (Taf. 46., Phot. 181—184).

*β)* Querschnitt der Frühtracheiden viereckig. Diam. 16—20 μ (Q) Höhe der Markstrahlen 1—10 (?) Zellen, einschichtig. Höhe der Markstrahlzellen 14—16 (20) μ. Breite 7—8 μ, die der einzeln stehenden Zellen 24—26 μ bzw. 6—8 μ. (T). Horizontalwand der Längsparenchymzellen glatt, höchstens sehr fein knötig verdickt. Parenchyme mit Harzinhalt. Horizontalwände d. Markstrahlzellen getüpfelt. Tangentialwände glatt, Vertiefter Ansatz fehlt. In einem Kreuzungsfeld im allg. 2 Tüpfel übereinander, in den Kantenzellen 4, oder 6. Durchmesser der Tüpfel 4—6 μ. Öffnungbreite 3—4 μ.

*Microbiota* (Taf. 51., Phot. 201—204).

*γ)* Ansatz fehlt oder sehr selten. Markstrahlen 1—13 Zellen hoch, manchmal zweireihig. *Wagerechte Wand (*1—2 *μ) spärlich getüpfelt,* Tangentialwand gewöhnlich glatt. Parenchyme reichlich, wagerechte Wände glatt. In einem Kreuzungsfeld 2—4 (6) taxodioide Tüpfel, gewöhnlich wagerecht geordnet. In den Tracheiden manchmal schwache spirale Linien. Hoftüpfel auf Radialwänden der Tracheiden mitunter zweireihig. Harztaschen ziemlich häufig. Porenöffnung der Markstralhtüpfel umfasst nicht den Hof.

*Athrotaxis.* (Taf. 8., Phot. 29—32).

*δ)* Markstrahlen im allg. 1—8, ausnahmsweise 20 Zellen hoch, ein stellenweise zweischichtig. Bestehen nur aus Parenchymen, oft mit dunklem Inhalt ausgefüllt. *Wagerechte Wände spärlich getüpfelt, tangentiale glatt.*Ansatz fehlt. In den Kreuzungsfeldern im Frühholz 2—4 ovale taxodioide, im Spätholz 1 (2) Tüpfel. Im allg. einreihig, in den Kantenzellen übereinander geordnet. Nur wenige Parenchymzellen, wagerechte Wand glatt. Auf der Wand der Frühtracheiden Zwillingstüpfel häufig, im allg. einreihig oder zerstreut. *Sanio*-Streifen vorhanden. Keine spirale Verdickung. Tangentialwand der Spättracheiden getüpfelt. Harztaschen vorhanden.

*Metasequoia.* (Taf., 29., Phot. 113—116).

*ε)* Markstrahlen 1—6 (8) Zellen hoch. *Wagerechte Wand der Markstrahlen dicht. ungleichmässig knotig verdickt, bezw. getüpfelt. Tangentialwand glatt, sehr selten mit* 1—2 (4) *kleinen Knoten.* (R.) Radialwand auch getüpfelt. Um die Poren zwei Halbmonde, Porenöffnung schräg. *Ansatz auch vorhanden.* Wagerechte Wand der Parenchyme ungleichmässig verdickt, knotig, Tangentialwand mit winzigen runden Tüpfeln. Parenchyme harzhaltig. In einem Kreuzungsfeld 1—2 (4) Tüpfel. Tangentialwand des Markstrahlparenchyms *mitunter leiterförmig verdickt.* (T) Hoftüpfel der Tracheiden einreihig, manchmal zusammengepresst, Berührungslinie wagerecht. Auf der Tangentialwand Tüpfelung.

*Saxegothea.* (Taf. 39., Phot. 153—156).

VI.

*Wagerechte und tangentiale Wände der Markstrahlen glatt und dünn. (R., T.) Höchstens primäre Tüpfelung. Markstrahlen* 1—35 *Zellen hoch. (T.) Parenchyme vorhanden oder fehlend. Querschnitt der Tracheiden kreisförmig oder viereckig. (Q.) Ansatz fehlt. (Acmopyle, Actinostrobus, Austrotaxus, Callitris. Callitropsis, Dacrydium, Fokienia, Ginkgo, Microcachrys, Phyllocladus, Podocarpus, Prumnopitys, Sciadopitys, Taiwania, Tetraclinis, Widdringtonia.)*

*A)* Markstrahlen 1—10 Zellen hoch. *(Acmopyle, Austrotaxus, Ginkgo, Prumnopitys, Sciadopitys, Widdringtonia.)*

*a) Parenchyme fehlen.* In einem Kreuzungsfeld gewöhnlich ein einziger grosser, dem von *Pinus silvestris* änlicher, eiförmiger Tüpfel. Markstrahlen 1—10 Zellen hoch, einreihig, ausnahmsweise zweireihig. Wagerechte und tangentiale Wand glatt (0,5—0,7 μ). Radialer Durchmesser der Tracheiden 18—45 μ, der tangentiale 24—35 μ.

*Sciadopitys.* (Taf. 40., Phot. 157—160.).

*b) Parenchyme vorhanden.* Markstrahlen 1—6 (10) Zellen hoch.

*α)* In einem Kreuzungsfeld 1—6 (8) Tüpfel.

1. Im glattwandigen Längsparenchym Ca-oxalat Druzkristalle. Wagerechte und tangentiale Wand glatt.

*Ginkgo.* (Taf. 23., Phot. 89—92.)

2. Markstrahlen 1—10 (24 Peirce?) Zellen hoch. Markstrahlzellen 22—25 μ hoch, ein-, ausnahmsweise zweischichtig. Querschnitt der Frühtracheiden viereckig. In einem Kreuzungsfeld 3—4, in den Kantenzellen selten 6—8 einfache winzige cupressoide Tüpfel, 6—8 μ gross. Wagerechte

Wand der Parenchyme glatt oder mit 1—2 Knoten. Markstrahlzelle 25—35 $\mu$ hoch, 10—15 $\mu$ breit. Tangentialwand spärlich getüpfelt.

*Widdringtonia*. (Taf. 50., Phot. 197—200).

*β)* In einem Kreuzungsfeld 1—4 Tüpfel.

1. Markstrahlen 1—16 Zellen hoch. Parenchyme zahlreich. Wagerechte Wand der Markstrahlen glatt. Tracheiden manchmal mit Zwillingstüpfeln. In einem Kreuzungsfeld 1—2, in den Kantenzellen 2—3 eher podocarpoide Tüpfel, 8—10 $\mu$ gross, Öffnung $1 \times 3$ $\mu$. Tangentiale Hoftüpfel 8—10 $\mu$ gross, Schlitz $3 \times 6$ $\mu$. Parenchyme und Markstrahlen harzhaltig.

*Austrotaxus*. (Taf. 9., Phot. 33—36).

2. Markstrahlen 1—5 (15) Zellen hoch. In einem Kreuzungsfeld gewöhnlich 1—2 grosse, dem von *Pinus silvestris* ähnliche, eiförmige, oder unregelmässig geformte, manchmal 3—4 winzige, in den Kantenzellen 2 (4) Tüpfel. Jahresringe 5—15 Zellen breit. Parenchyme sehr selten, wagerechte Wand glatt, Torus fehlt, Hoftüpfel der Tracheiden einreihig. Parenchyme harzfrei.

*Microcachrys*. (Taf. 30., Phot. 117—120).

3. Markstrahlen 2—6 (10) Zellen hoch. Wagerechte und Radialwand glatt. In einem Kreuzungsfeld 1—2 podocarpoide Tüpfel, 6—8—10 $\mu$. Ansatz fehlt. Parenchyme vorhanden, deren Radial- und Tangentialwände mit verhältnismässig grosser Tüpfelung, wagerechte Wand glatt. Radialwände der Tracheiden manchmal, wie bei *Araucaria*, mit einreihigen Hoftüpfeln dicht nebeneinander.

*Prumnopitys*. (Taf. 36., Phot. 141—144).

4. Markstrahlen 1—6 Zellen hoch. Öffnung $\pm$ senkrecht. Parenchyme mit harzähnlichem Material, wagerechte Wand glatt. In einem Kreuzungsfeld 1—2 Tüpfel, $14—15 \times 9—10$ $\mu$. Wagerechte und tangentiale Wand glatt. Tüpfel der Parenchyme 6—7 $\mu$.

*Acmopyle*. (Taf. 2., Phot. 5—8).

*B)* Markstrahlen 1—60 Zellen hoch. (*Actinostrobus, Callitris, Callitropsis, Dacrydium, Fokienia, Phyllocladus, Podocarpus, Taiwania, Tetraclinis.*)

*a) Querschnitt der Tracheiden eher kreisförmig. (Q.) (Callitris. Callitropsis, Tetraclinis.)*

*α)* Markstrahlen 1—36 Zellen hoch, ein-, ausnahmsweise zweischichtig. Frühtracheiden manchmal mit zweireihiger Tüpfelung, Öffnung

der Hoftüpfel manchmal durch zwei Latten eingefasst. (Callitroide Tüpfelung.) Markstrahlzellen 15—18 μ hoch, wagerechte und tangentiale Wände glatt. Die Porenöffnung der Markstrahlzellen umfasst nicht den Hof. In einem Kreuzungsfeld 1—4 cupressoide Tüpfel, manchmal zwei Öffnungen durch gemeinsamen Hof vereinigt. Wagerechte Wand. Holzparenchymzelle glatt.

*Callitris.* (Taf. 11., Phot. 41—44).

*β)* Markstrahlen 1—10—12 (Peirce 24) Zellen hoch, vereinzelt zweireihig. Markstrahlzellen 21—28 μ hoch. *Wagerechte Wand glatt,* stellenweise primäre Tüpfelung. *Tangentialwand glatt.* Radialwand vollkommen glatt, ohne Ansatz, stellenweise Markstrahltracheiden (Peirce?). Parenchyme vorhanden, wagerechte Wand glatt. In einem Kreuzungsfeld 1—3 (6.) cupressoide Tüpfel. Keine Harzgänge.

*Callitropsis.* (Taf. 12., Phot. 45—48).

*γ)* Querschnitt der Tracheiden eher kreisförmig. In einem Kreuzungsfeld 1(2), in den Kantenzellen 3—4 cupressoide Tüpfel. Jahresringgrenze verschwommen. Markstrahlen 1—24 Zellen hoch, mitunter zweireihig. Markstrahlzellen 18—20 μ hoch. Parenchyme häufig, wagerechte Wand glatt. Tüpfel der Tracheiden einreihig, sekundäre Tüpfel-Verdickung um den Poren fehlt. Wagerechte Wand der Markstrahlen stellenweise mit primärer Tüpfelung, Tangentialwand glatt. Ansatz fehlt. Vereinzelte Markstrahltracheiden (Peirce?).

*Tetraclinis.* (Taf. 45., Phot. 177—180).

b) *Querschnitt der Tracheiden eher eckig. (Actinostrobus, Dacrydium, Fokienia, Phyllocladus, Podocarpus, Taiwania).*

*α) Im Holz keine Parenchyme.* Tüpfel in den Kreuzungsfeldern gross, wie bei *Sciadopitys* und *Microcachrys* (16 × 20 μ). Jahresringgrenze verschwommen. Markstrahlen 1—20 Zellen hoch. Markstrahlzellen 20—22 μ hoch und 8—12 μ breit.

*Phyllocladus.* (Taf. 32., Phot. 125—128).

*β) Im Holz Parenchyme. (Actinostrobus, Dacrydium, Fokienia, Podocarpus, Taiwania.)*

*1. Ansatz vorhanden.* Markstrahlen 1—24 Zellen hoch. Wagerechte Wand (1—3 μ) und Tangentialwand glatt. In den Frühtracheiden zweireihige Tüpfelung. In einem Kreuzungsfeld 2—4 cupressoide Tüpfel, zumeist übereinander. Markstrahlen ohne Harz. Wagerechte Wand der Holzparenchyme glatt. Radialer Durchmesser der Tracheiden 35—70 μ, der tangentiale 25—50 μ.

*Taiwania.* (Taf. 42., Phot. 165—168).

2. *Ansatz fehlt, oder kaum sichtbar.*

*x)* In einem Kreuzungsfeld 1—8 cupressoide Tüpfel, manchmal 5 übereinander. Markstrahlen 1—24 Zellen hoch. Markstrahlzellen 15—17 $\mu$ hoch, auf der wagerechten Wand stellenweise primäre Tüpfelung, Tangential- und Radialwände glatt. Ansatz fehlt. Parenchyme harzhaltig. Auf der Tangentialwand der Tracheiden Tüpfel mit kreisförmigem Hof, Öffnung kurzer, stumpfer Schlitz, der den Hof nicht umfasst. Radiale, tangentiale und wagerechte Wände der Parenchyme glatt oder spärlich getüpfelt. Parenchyme häufiger im Spätholz.

*Actinostrobus.* (Taf. 3., Phot. 9—12).

*xx)* In einem Kreuzungsfeld 2—5 cupressoide Tüpfel. Querschnitt der Tracheiden viereckig, auf der Radialwand der Tracheiden manchmal zweireihige Tüpfel. Markstrahlen 1—24 Zellen hoch, manchmal zweireihig. Markstrahlzellen 17—18 $\mu$ hoch. Parenchyme häufig, manchmal terminal. Wagerechte Wand der Markstrahlparenchyme glatt, tangentiale Wand stellenweise etwas knotig. (T.) Tangentialschnitt der Markstrahlzellen manchmal sechseckig.

*Fokienia.* (Taf. 22., Phot. 85—88).

*xxx)* In einem Kreuzungsfeld 0—1—3 (5) podocarpoide Tüpfel, Grösse der Tüpfel den Arten nach wechselnd. Tüpfel der Kreuzungsfelder meistens in senkrechten Reihen, in manchen Feldern fehlend. Tüpfelung der Kantenzellen ähnlich der der inneren. Markstrahlen 1—60 Zellen hoch, mitunter zweischichtig. Zwillingstüpfel vorhanden, stellenweise araucariaartig. Parenchyme häufig, wagerechte Wand glatt, mitunter knotig. Ansatz fehlt.

*Podocarpus.* (Taf. 35., Phot. 137—140).

*xxxx)* Markstrahlen 1—25 Zellen hoch. Wagerechte und tangentiale Wände der Markstralhzellen dünn und glatt. In den Kreuzungsfeldern ein enziger *Pinus silvestris*-artiger grosser *(D. Franklini)*, oder mehrere (2—3) podocarpoide bezw. cupressoide Tüpfel, manchmal auch fehlend. Tüpfelung der Kantenzellen im allg. ähnlich der inneren Zellen. Radialwände der Frühtracheiden manchmal mit Zwillingstüpfeln, zumeist zerstreut. Auch auf der Tangentialwand einzelne Tüpfel. Längsparenchyme manchmal zahlreich; wagerechte Wand glatt, Tangentialwand mit winzigen runden Tüpfeln. Parenchyme mitunter harzhaltig. Ansatz fehlt.

*Dacrydium.* (Taf. 19., Phot. 73—76).

## LITERATUR

1. *Beissner L.:* Handbuch der Nadelholzkunde. Berlin.
2. *Dallimore W. Jackson, A. Br.:* A handbook of Coniferae. London, 1925.
3. *Gammerman F.—Nikitin A.—Nikolaeva L.:* Opredelitely drevesni po mikroskopiceskim priznakam. Moskva, 1946.
4. *Gothan W.:* Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermen—Hölzer. 1905.
5. *Greguss P.:* Identification of the most important genera of firs based on xylotomy. Szeged, 1948.
6. *Greguss P.:* Xylotomic investigation of some uncommon tropical coniferous genera. Szeged, 1949.
7. *Hoffmann E.:* Paläohistologie der Pflanzen. Wien, 1943.
8. *Hollendonner F.:* A fenyőfélék fájának összehasonlító szövettana. Budapest, 1913.
9. *Jeffrey E. C.:* The anatomy of woody plants. Chicago, 1917.
10. *Kräusel Richard:* Die Fossilen Koniferen—Hölzer. Stuttgart, 1949.
11. *Neger F.:* Die Nadelhölzer. Sammlung Göschen.
12. *Peirce A. S.:* Anatomical interrelationships of the *Taxodiaceae.* 1936. (Tropical Woods 46. 1—15.)
13. *Peirce A. S.:* Systematic anatomy of the woods of the *Cupressaceae.* (Tropical Woods 1937. 49. 5—21.)
14. *Phillips E. W. J.:* Identification of Softwoods by their microscopic structure. London, 1948.
15. *Pilger R.:* Coniferae, in Engler u. Prantl: Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1926.
16. *Schmidt E.:* Mikrophotographische Atlas der mitteleuropäischen Hölzer. Neudamm, 1941.
17. *Silva—Tarouca:* Die Freiland — Nadelhölzer.
18. *Tien—Hsiang Ho.:* Wood anatomy of tree species of Pinaceace. Sanghai, 1948.
19. *Tropical Woods.* 1934—1948. New Haven.
20. *Wiesner J.:* Die Rohstoffe des Pflanzenreichs. Leipzig, 1927.
21. *Greguss P.—Varga J.:* Xylotomischer Bestimmungsschlüssel der Pinus-Arten. Szeged, 1951.

## КСИЛОТОМИЧЕСКИЙ КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РАСТУЩИХ В НАСТОЯЩЕЕ ВРЕМЯ ВИДОВ ХВОЙНЫХ ДЕРЕВЬЕВ

П. Грегушш

Боганический Институт ун.-та г. Сегед

### (Резюме)

Автор составил ключ для определения 300 видов всех (53) существующих сегодня родов хвойных деревъев, на основании непосредственных ксилотомических исследований. Он использывает различия в размещении крапинок на трахеидах, наличие, или отсутствие, спиральных утолщений, но, главным образом, строение клеток луча сердцевины, число находящихся в полях перекрещивания крапинок, наличие клеток парэнхимы, утолщение, или гладь их клеток, присутствие, или отсутствие угловых крапинок, (»Ansatz vertieft«, »indenture« Peirce) — и т. д. Он различает, на основании предыдущего, следующие главные группы:

I—VI.

I. В радиальной стенке трахеидов.

Крапинки расположены в один ряд, или в двойных до пятиричных рядах, перемежку, густо рядом друг с другом. В этом случае поле крапинки похоже на вощаную клетку, чаще всего шестиугольную. Когда они соприкасаются друг с другом в единичном вертикальном ряду, то линия их соприкосновения горизонтальна. Нет линии Сано (Sm). Касательные сечения лучей сердцевины ± бочкообразны (Tm). У некоторых видов возможен след спирального утолщения и, в очень редких случаях, парэнхима (Agathis и Araucaria).

II. Во всех трахеидах дерева находятся единичные, парами, по четыре, или густо расположенные, сравнительно тонкие, спиральные утолщения, нет смоляных ходов (*Amentotaxus*, *Cephalotaxus*, *Torreya*, *Taxus*.)

III. Гетерогенные лучы сердцевины, следовательно, состоят из парэнхимы и поперечной трахеиды (Sm). (*Cedrus*, *Larix*, *Picea*, *Pinus*, *Pseudotsuga*, *Tsuga*).

IV. Лучи сердцевины гомогенны. В них находятся, следовательно, лишь парэнхимные клетки. Во всех стенках лучей сердцевины, т. е. горизонтальных, хордовых и радиальных стенках, находятся несколько простых, обыкновенно пицеоидных, или купрессоидных, круглых, или эллиптических таксодиоид крапинок (R).

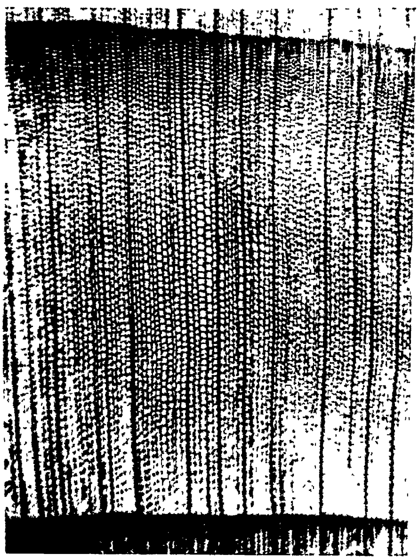
Хордовая стенка может быть, в исключительных случаях, гладкой, обыкновенно она утолщена гребнеобразно или шарикообразно (T). Продольных смолистых ходов нет, в лучшем случае, у некоторых особей смолистые кошели, сумки. Продольная парэнхима имеется, иногда может отсутствовать. Возможны угловатые крапинки, но могут и отсутствовать. (*Abies*, *Arceuthos*, *Cupressus*, *Diselma*, *Fitzroya*, *Juniperus*, *Keteleeria*, *Libocedrus*, *Pherosphaera*, *Pseudolarix*).

V. Горизонтальные стенки лучей сердцевины редко, или густо, накрапленне, касательные стенки обыкновенно гладкие, в крайнем случае наличие 1—2 точкообразных утолщений (R). Касательные стенки лучей сердцевины гладкие, лестницеобразные, сеткообразные или, наконец, решеткообразные (T). Крапинки в радиальных стенках трахеидов выступают единично, или двойниками или-же по 3 - 5-ти рядом. Крапинки таксодиоидного, или купрессоидного, или подокарпоидного типа (R). Продольные парэнхимы возможны, могут однако, и отсутствовать. Их горизонтальная стенка гладкая, или накрапленная. Высота луча сердцевины -- 1—60 клеток (T). Угловые крапинки есть, или отсутствуют.

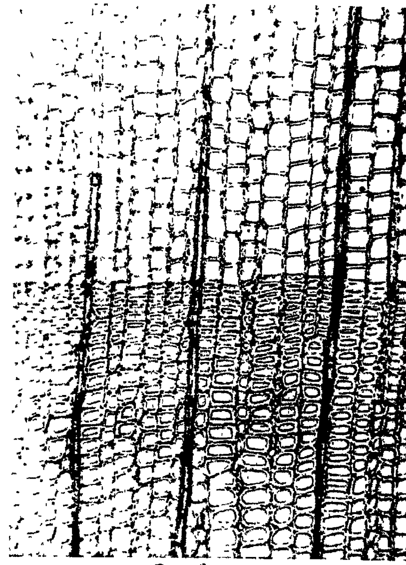
(*Athrotaxis*, *Biota*, *Chamaecyparis*, *Cunninghamia*, *Cryptomegia*, *Glyptostrobus* *(Podocarpus)* *Saxegothea*, *Sequoia*, *Taxodium*, *Thuja* и *Thujopsis*.)

VI. Горизонтальные и касательные стенка лучей сердцевины гладкие и тонкие (Rm, T). В крайнем слущае заметно лишь первичное накрапливание. Высота луча сердцевины 1— 35 клеток (Tm). Парэнхима налична, или отсутствует. Поперечное сечение трахеидов круглое, или четырехугольное. Угловые крапинки есть *(Taiwania)* или отсутствуют.

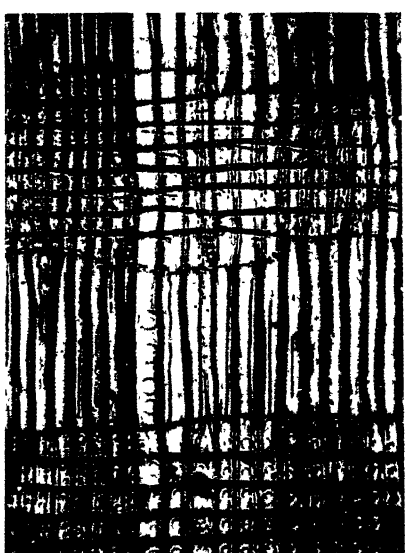
(*Acmopyle*, *Actinostrobus*, *Austrotaxus*, *Callitris*, *Callitropsis*, *Dacrydium*, *Fokienia*, *Ginkgo*, *Metasequoia*, *Microcachrys*, *Phyllocladus*, *Podocarpus*, *Prumnopitys*, *Sciadopitys*, *Taiwania* 2, *Tetraclinis*, *Widdringtonia*).



*Phot. 1.*
Querschnitt (27 ×



*Phot. 2.*
Querschnitt (103 ×)

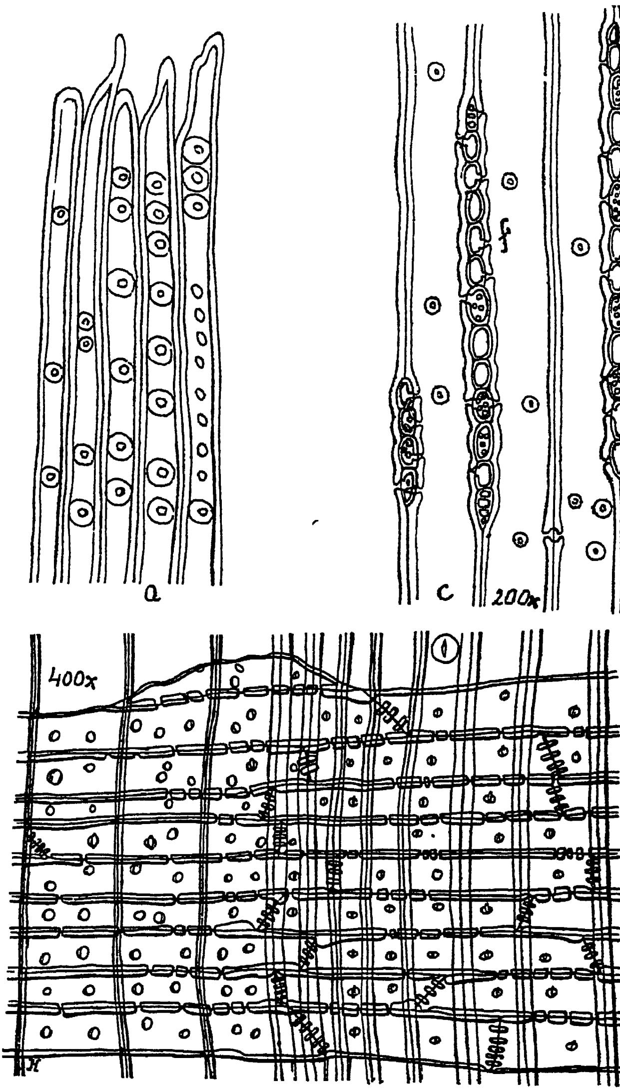


*Phot. 3.*
Radialschnitt (183 ×)



*Phot. 4.*
Tangentialschnitt (103 ×)

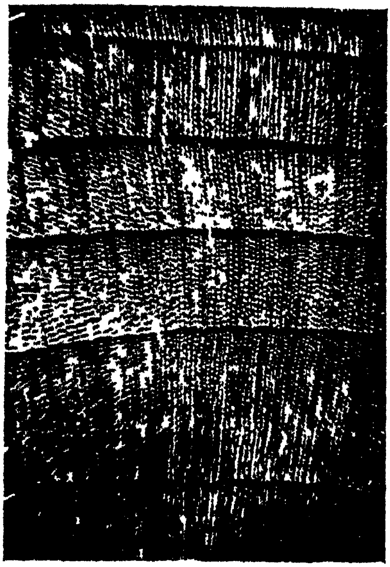
*1.* Abies alba Mill.




*Taf. 1.*
Abies alba Mill.

*Erklärungen der Buchstaben zwischen den Zeichnungen.*

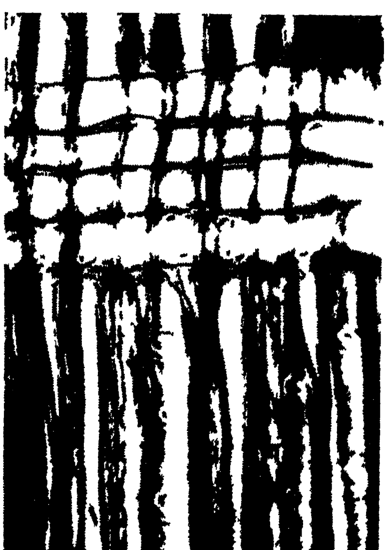
*a* Radialseite der Tracheiden, *b* Dünnwandige Markstrahlen, *c* Tangentialseite der Tracheiden, *d* Harzgang, *f* Dickwandige Markstrahlzellen. *g* Quertracheiden, *i* Längsparenchymen, *l* Trabeculen.



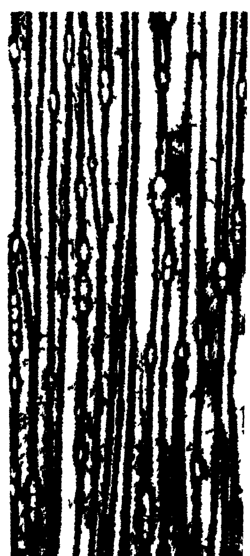
Pl ' ɔ
Ouerschnitt (2"



*Phot 6*
Querschnitt (103

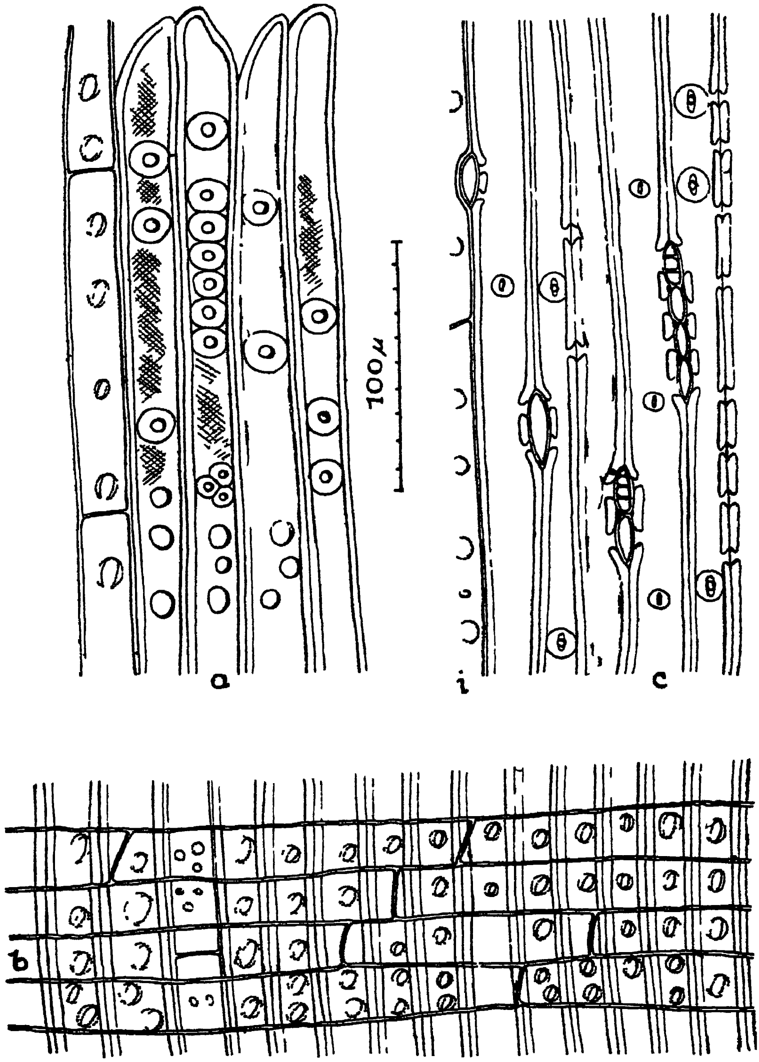


*Phot* "
Radialschnitt (300 )

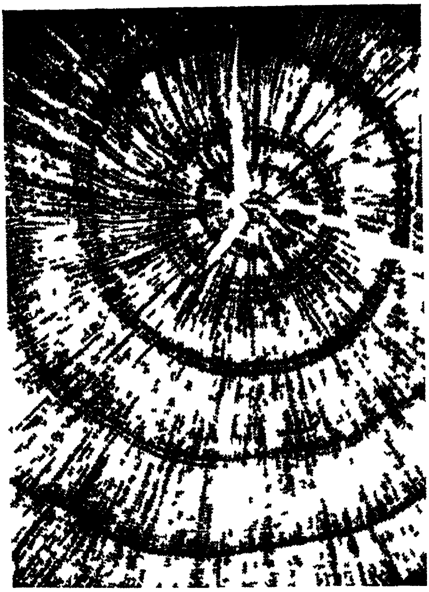


*Phot 8*
Tangentialschnitt (103 ×)

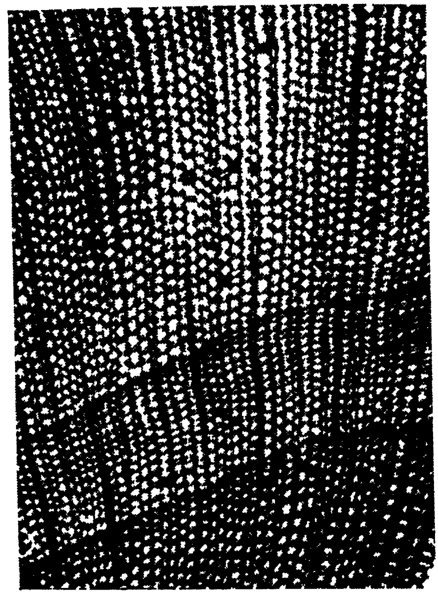
2. Acmopyle Pancheri Pilger



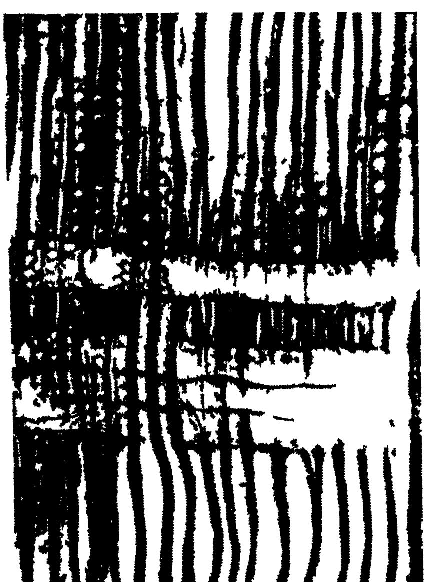

*Taf. 2.*
Acmopyle Pancheri Pilger



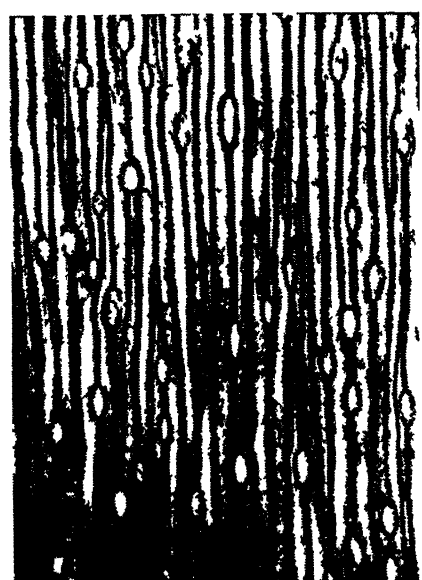
*Phot 9*
Querschnitt (27×)



*Phot 10*
Querschnitt (103×)

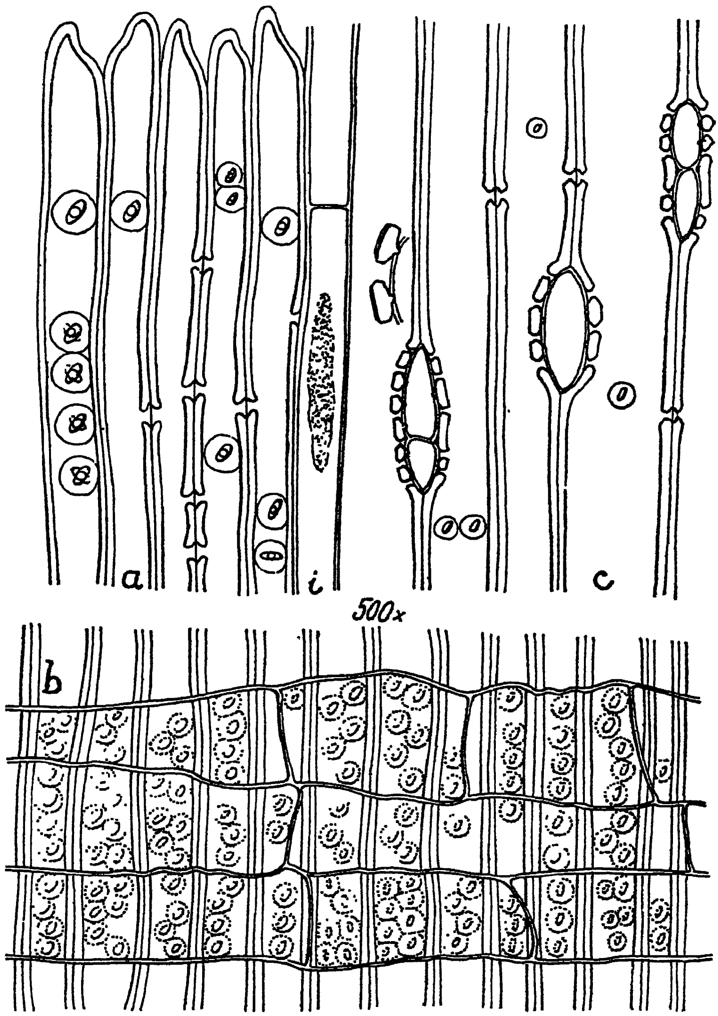


*Phot 11*
Radialschnitt (183×)



*Phot 12.*
Tangentialschnitt (103×)

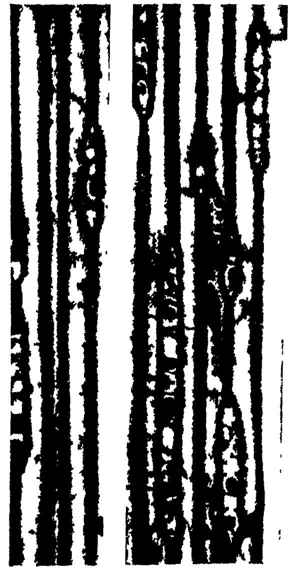
3. Actinostrobus acuminatus Parl.



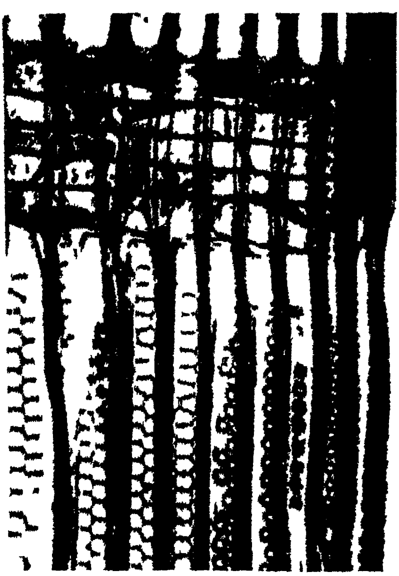

*Taf. 3.*
Actinostrobus acuminatus Parl.



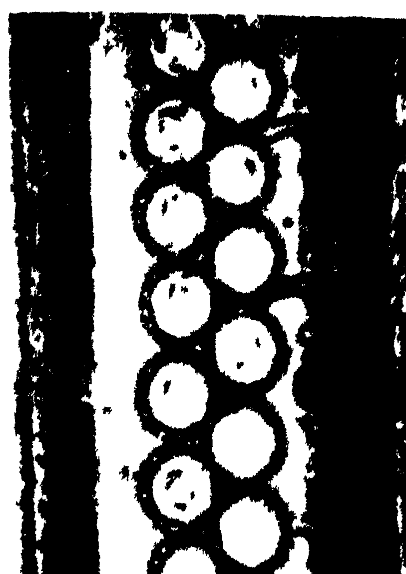
*Phot 13*
Querschnitt (27×)



*Phot 14*
Querschnitt (103 )

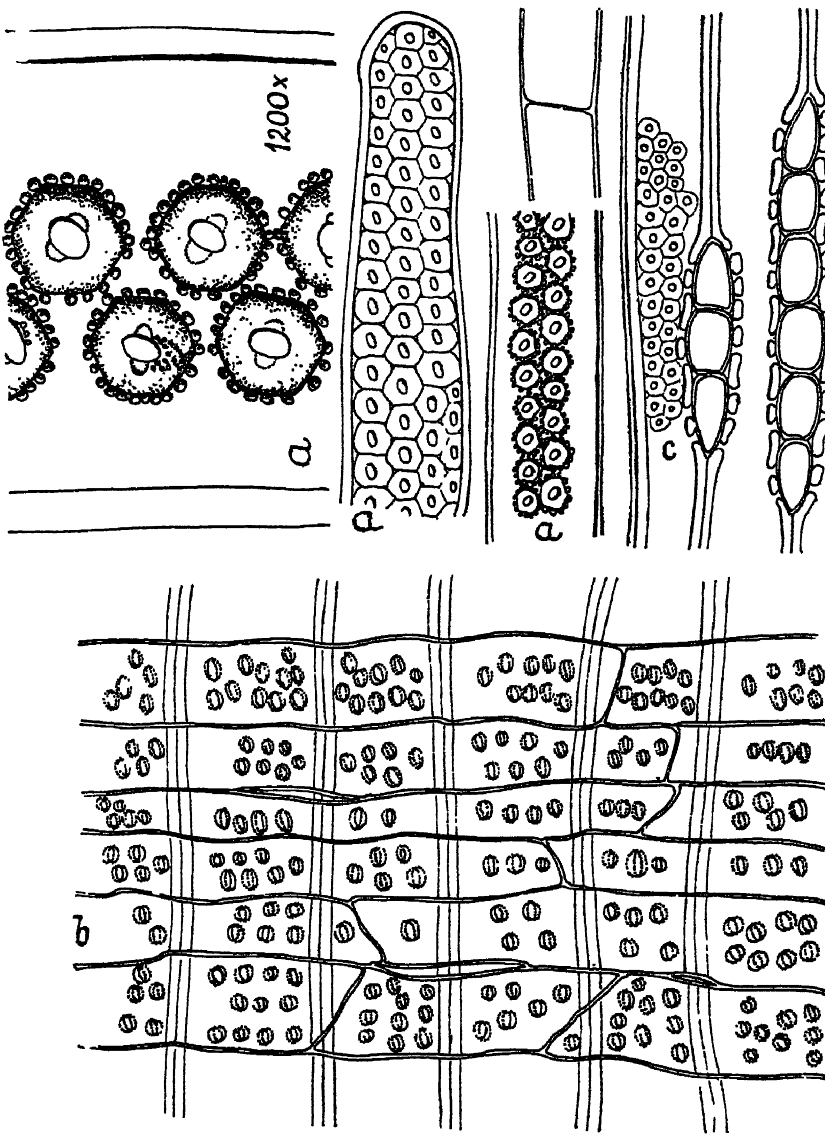


*Phot 15*
Radialschnitt (183×)

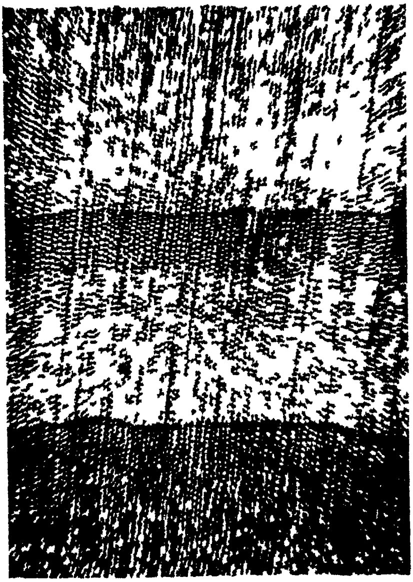


*Phot 16*
Tangentialschnitt (103 )

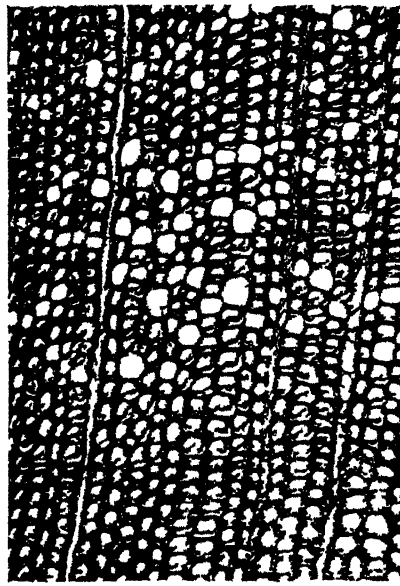
4. Agathis australis Salisb.




*Taf. 4.*
**Agathis australis Salisb.**



*Phot 17*
Querschnitt (27×)



*Phot 18*
Querschnitt (103×)

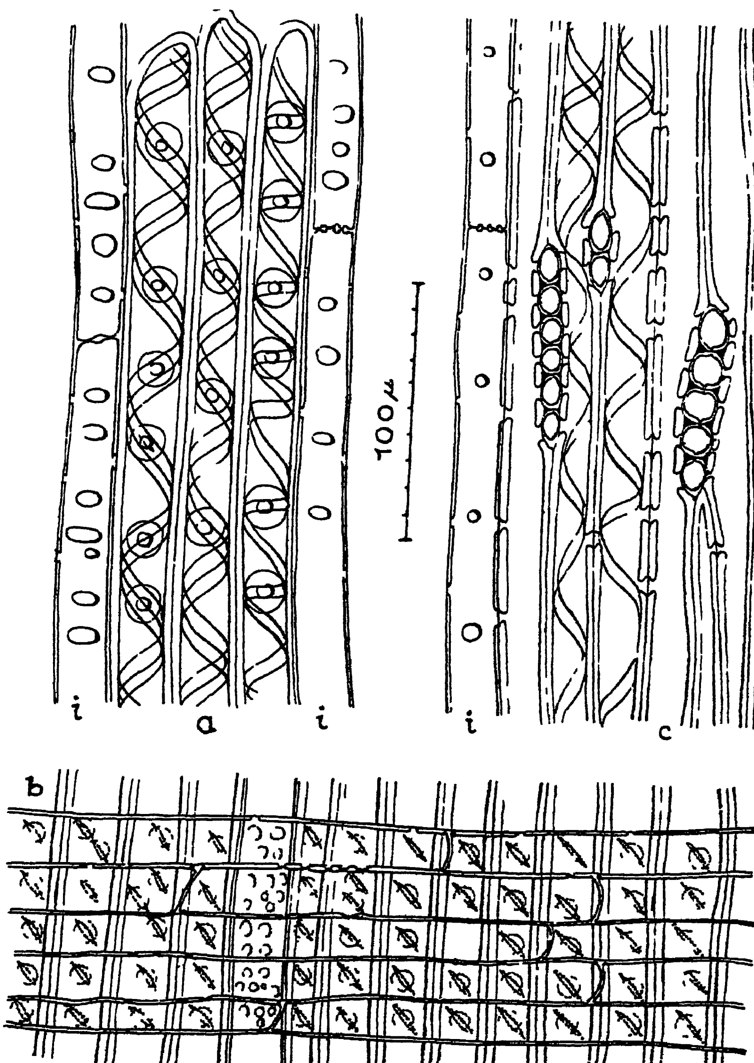


*Phot 19*
Radialschnitt (183×)

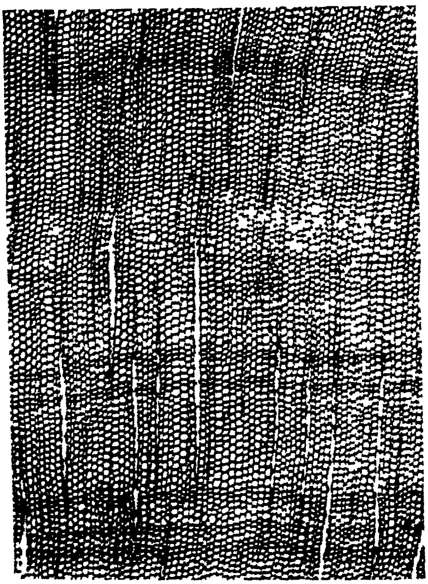


*Phot 20*
Tangentialschnitt (103×)

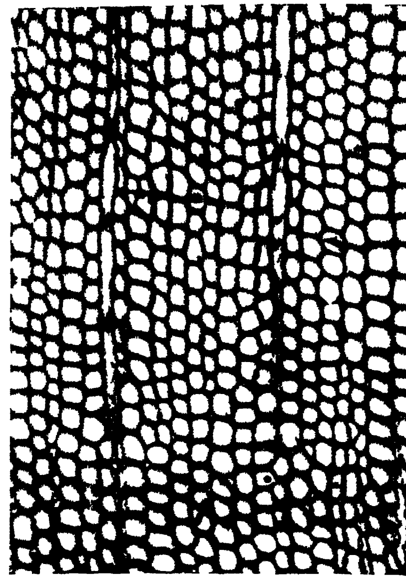
5 Amentotaxus argotaenia Pilger



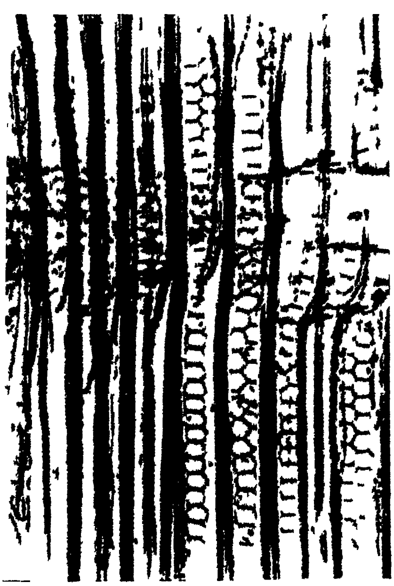

*Taf. 5.*
**Amentotaxus argotaenia Pilger**



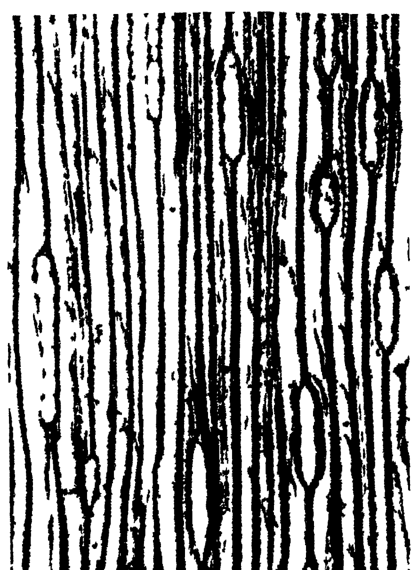
*Phot 21*
Querschnitt (103 )



*Phot 22*
Tangentialschnitt (103 )

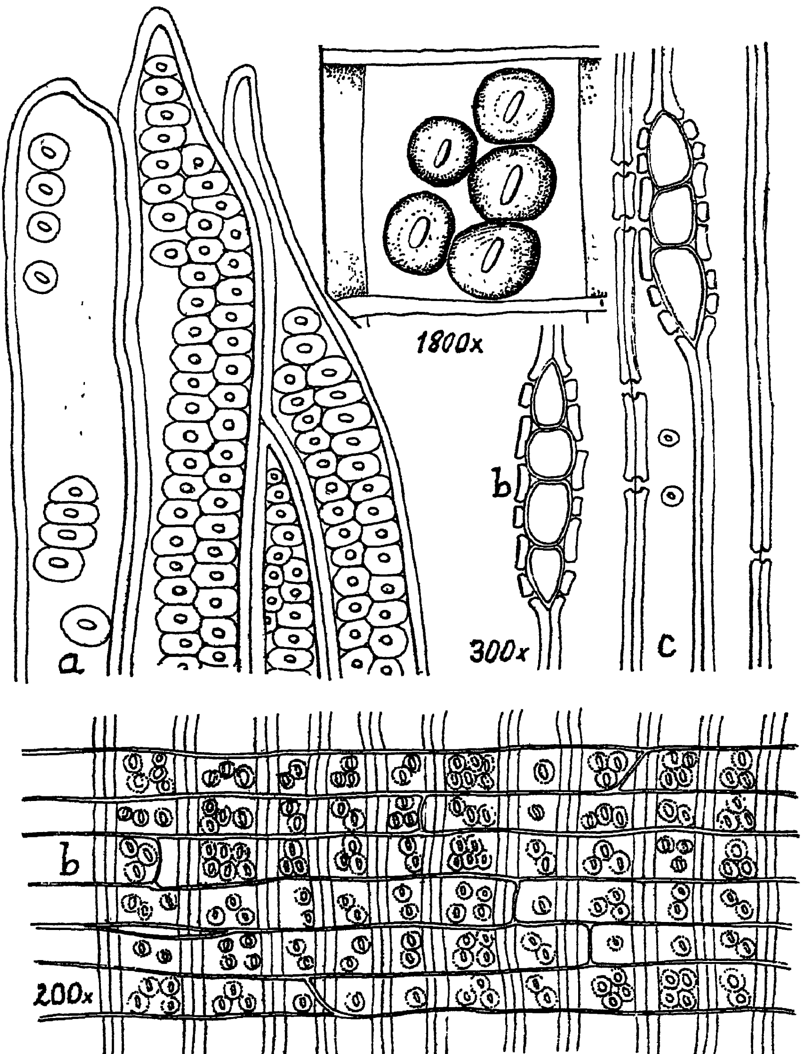


*Phot 23*
**Radialschnitt (183 )**

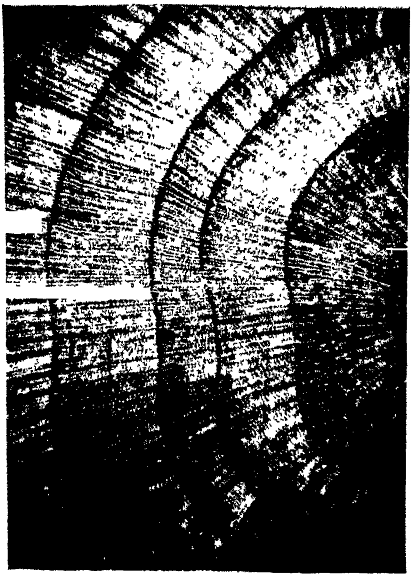


*Phot 24*
**Hoftupfel (800× )**

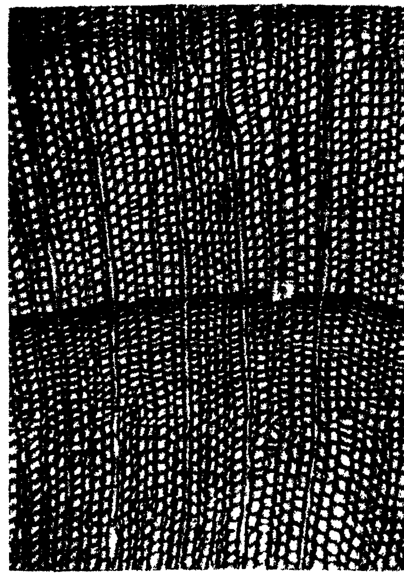
*6.* Araucaria angustifolia (Bertoloni) O. Ktze.



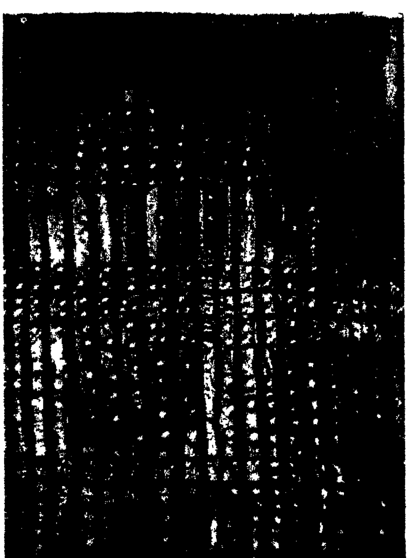

*Taf. 6.*
**Araucaria angustifolia (Bertoloni) O. Ktze.**



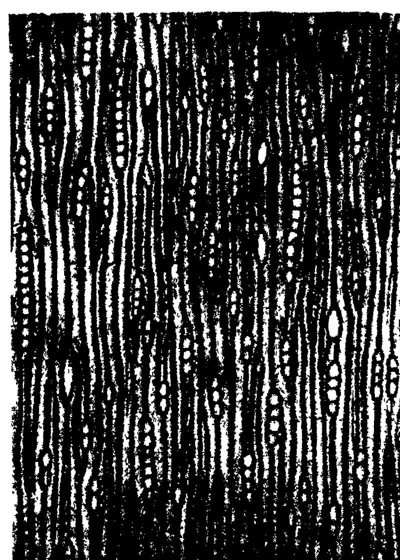
*Phot. 25.*
Querschnitt (27×)



*Phot. 26.*
Querschnitt (103×)

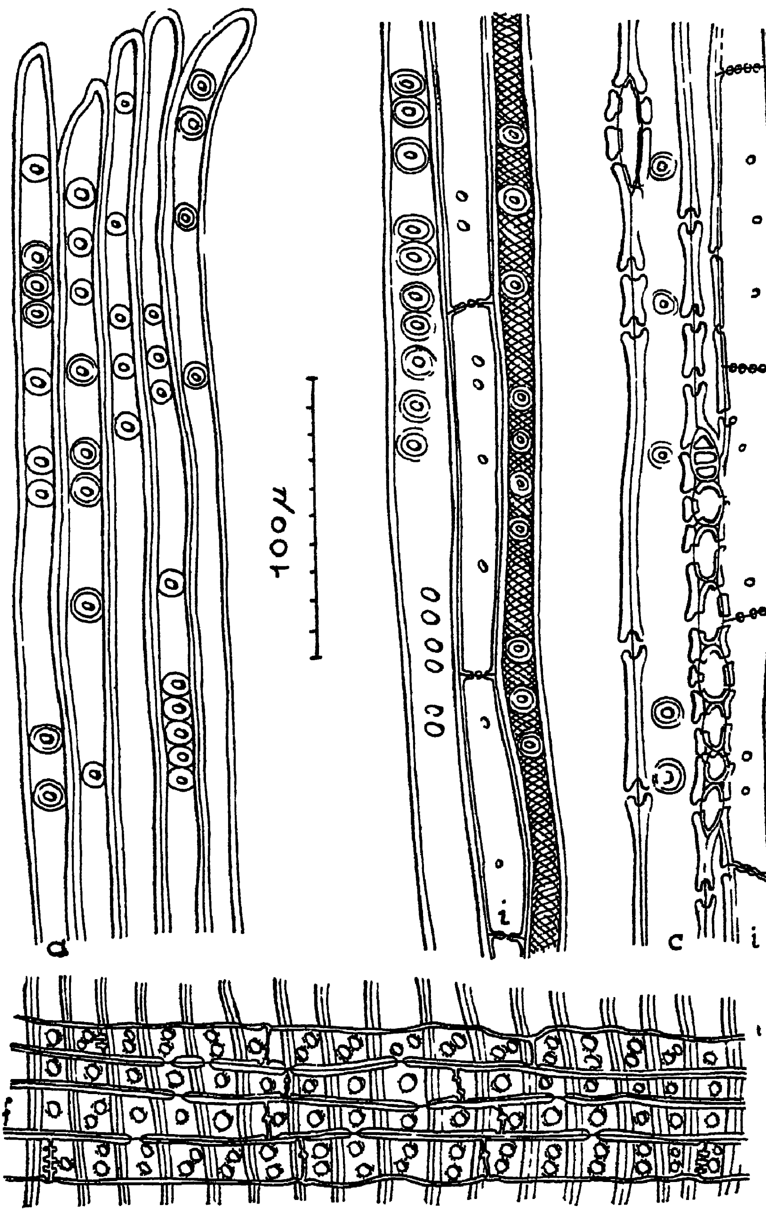


*Phot. 27.*
Radialschnitt (183×)

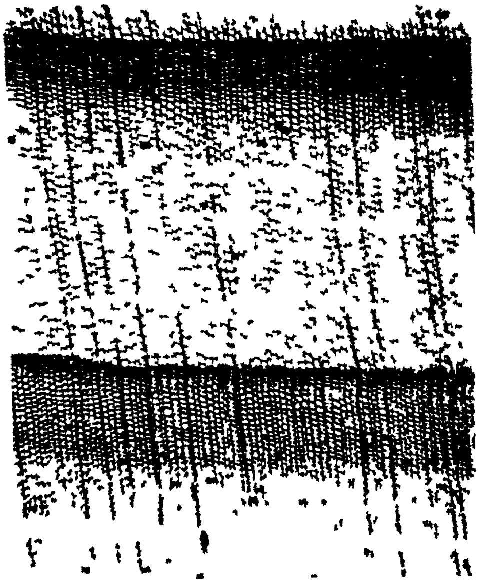


*Phot. 28.*
Tangentialschnitt (103×)

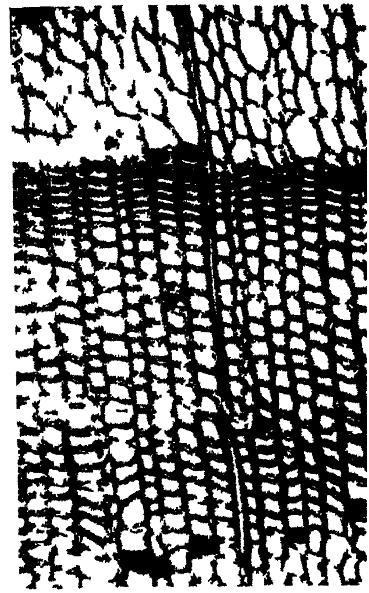
7. Arceuthos drupacea Antoine




*Taf. 7.*
Arceuthos drupacea Antoine



*Phot. 29*
Querschnitt (2[illegible] )



*Phot. 30*
Querschnitt (103 )

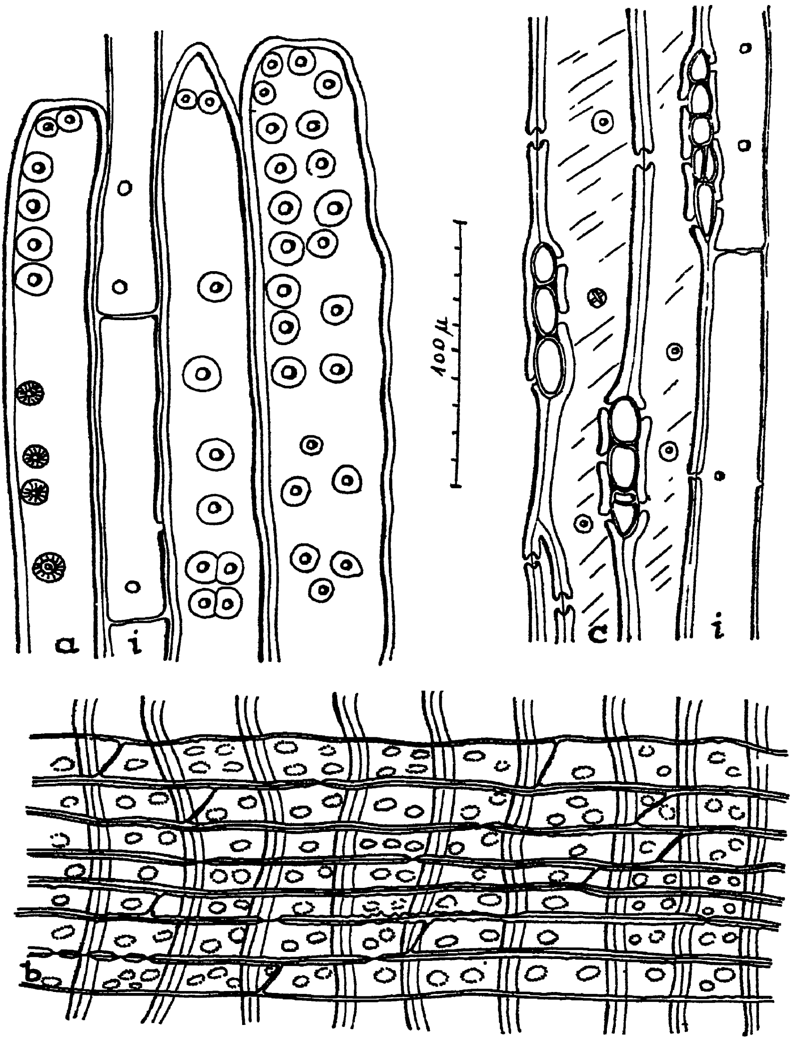


*Phot. 31*
Radialschnitt (183 ×)

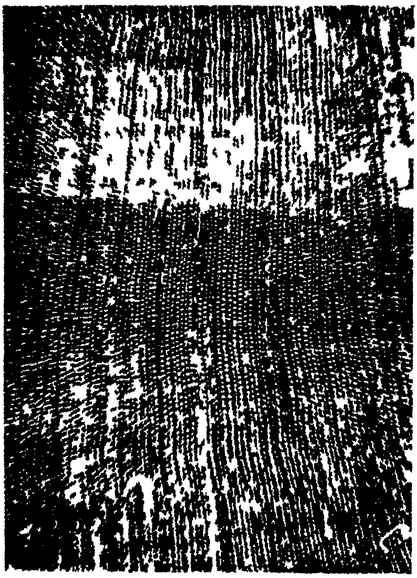


*Phot. 32*
Tangentialschnitt (103 ×)

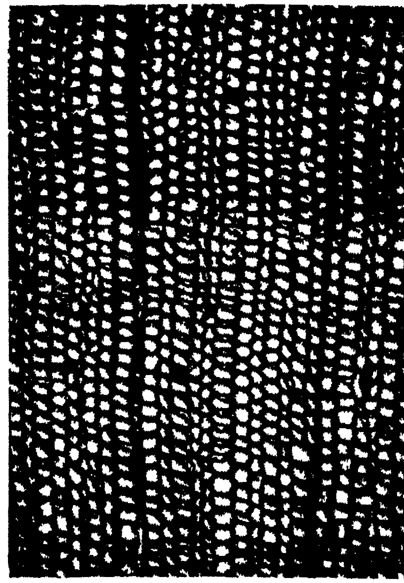
*8.* Athrotaxis cupressoides Don.



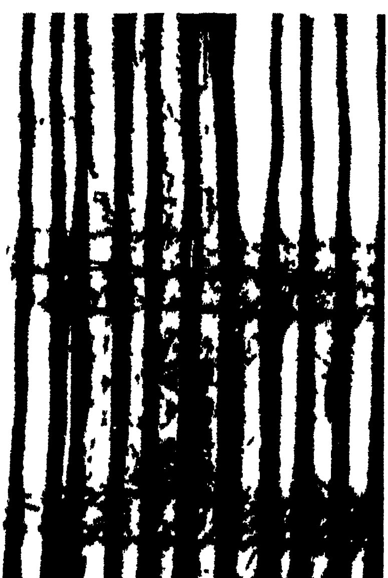

*Taf. 8.*
Athrotaxis cupressoides Don.



*Phot 33*
Querschnitt (27×)



*Phot 34*
Querschnitt (103×)

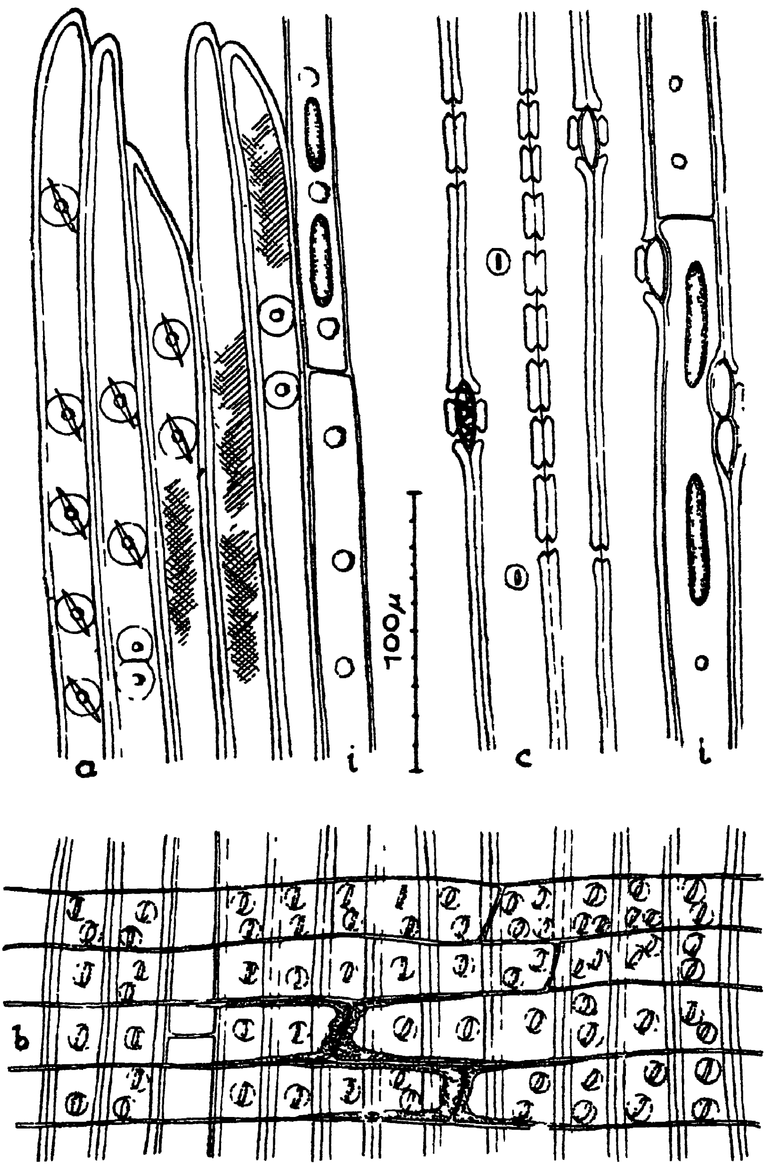


*Phot 35*
Radialschnitt (183×)

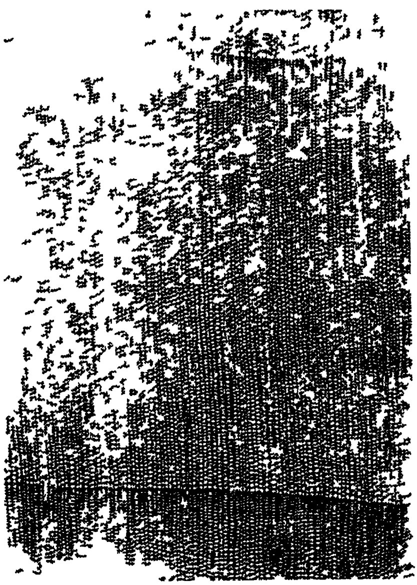


*Phot 36*
Tangentialschnitt (103×)

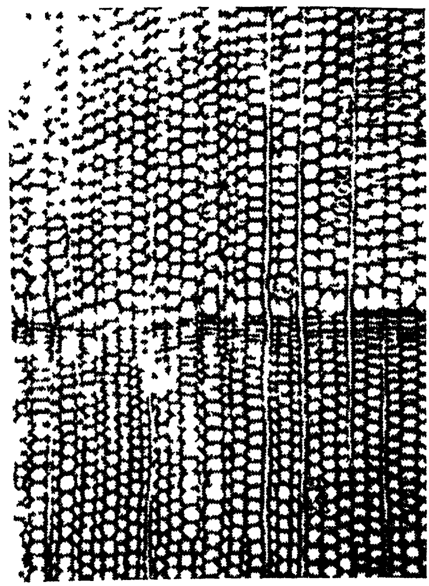
9. Austrotaxus spicata Compt



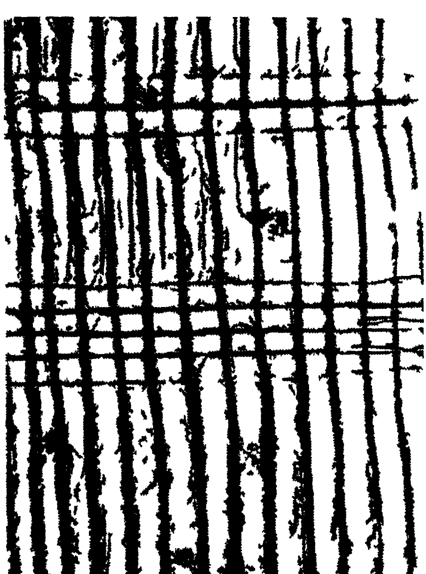

*Taf. 9.*
Austrotaxus spicata Compt.



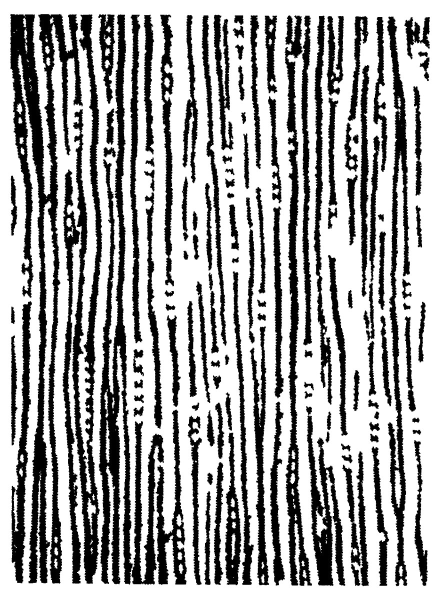
*Phot 37*
Querschnitt (27[illegible])



*Phot 38*
Querschnitt (103×)

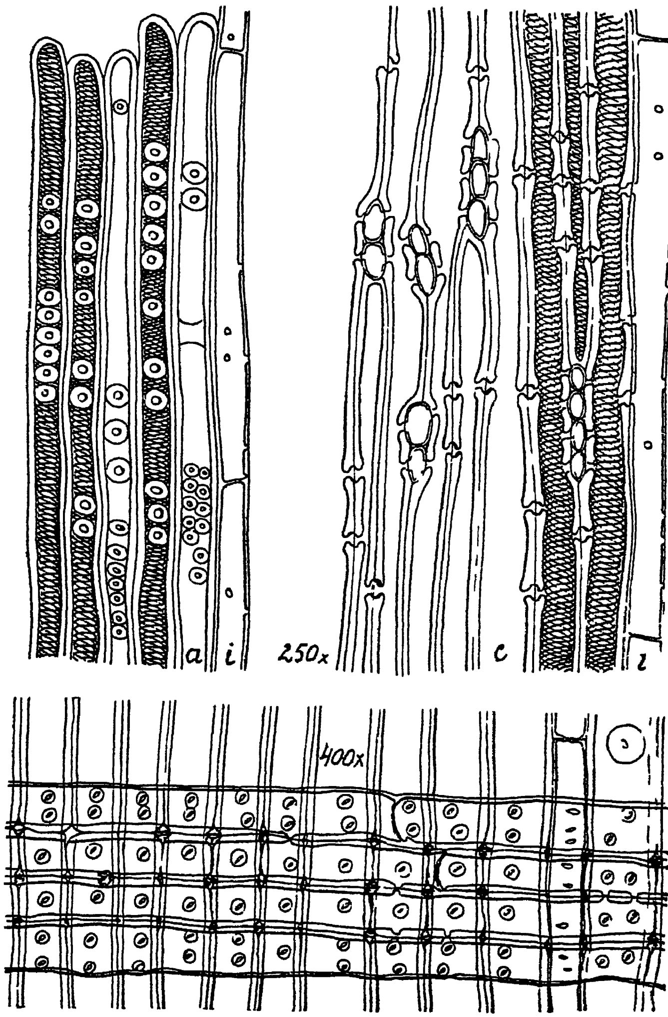


*Phot 39*
Radialschnitt (183×)

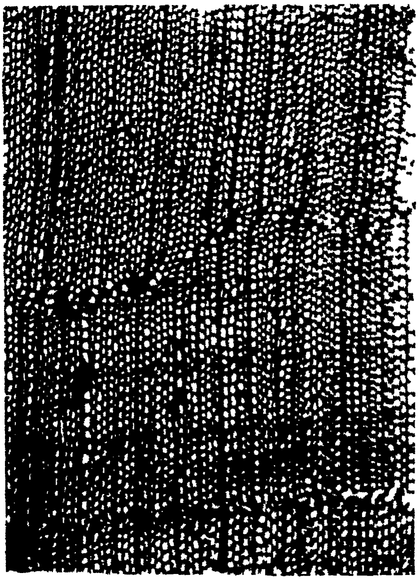


*Phot 40*
Tangentialschnitt (103×)

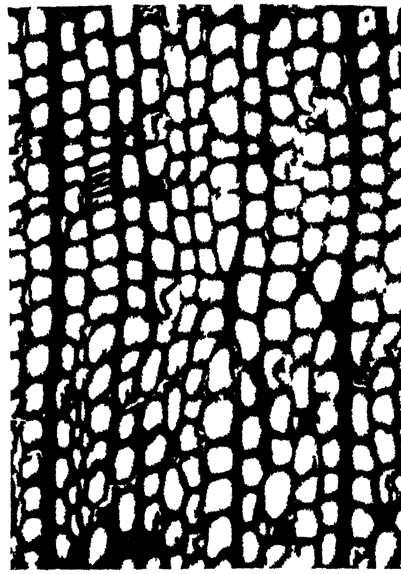
*10.* Biota orientalis Endl



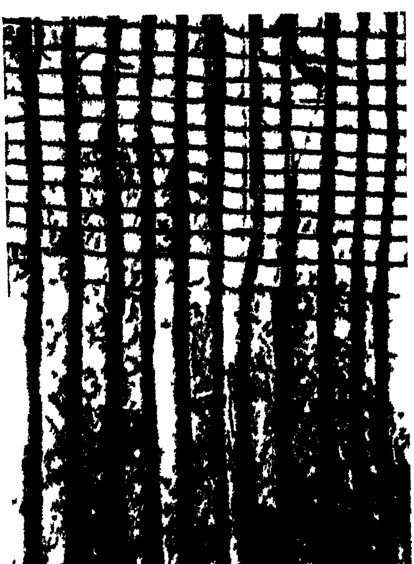

*Taf. 10.*
**Biota orientalis Endl.**



*Phot 41*
Querschnitt (27×)



*Phot 42*
Querschnitt (103×)

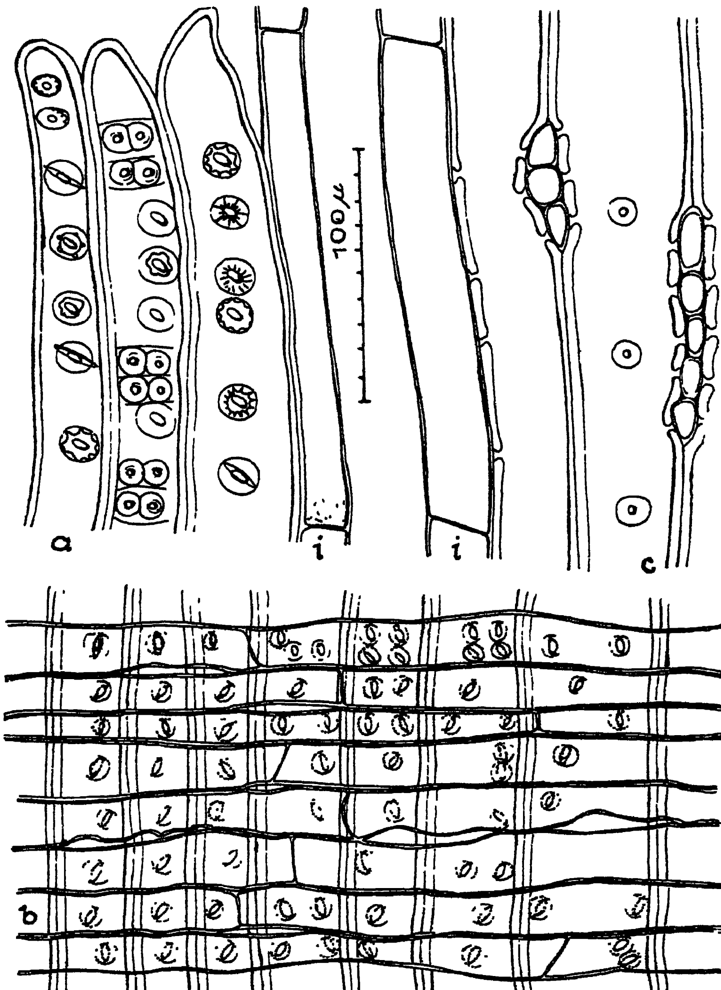


*Phot 43*
Radialschnitt (183×)

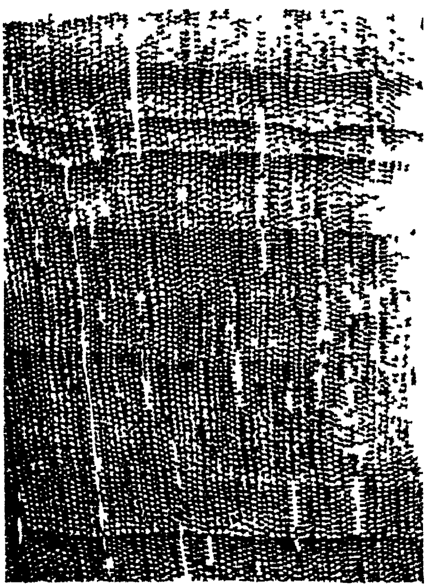


*Phot 44*
Tangentialschnitt (103×)

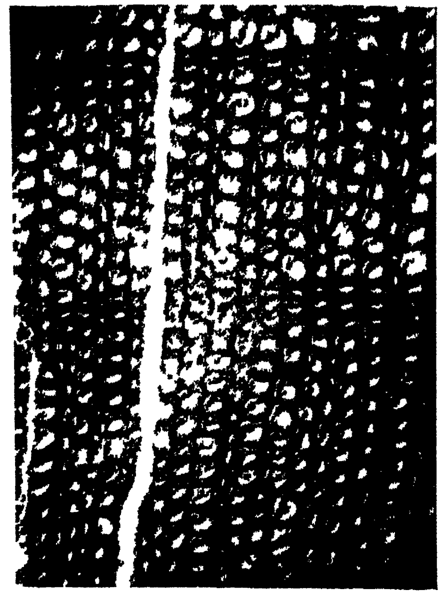
*11*. Callitris rhomboidea R Br.




*Taf. 11.*
**Callitris rhomboidea R. Br.**



*Phot 45*
Querschnitt (27×)



*Phot 46*
Querschnitt (103 )

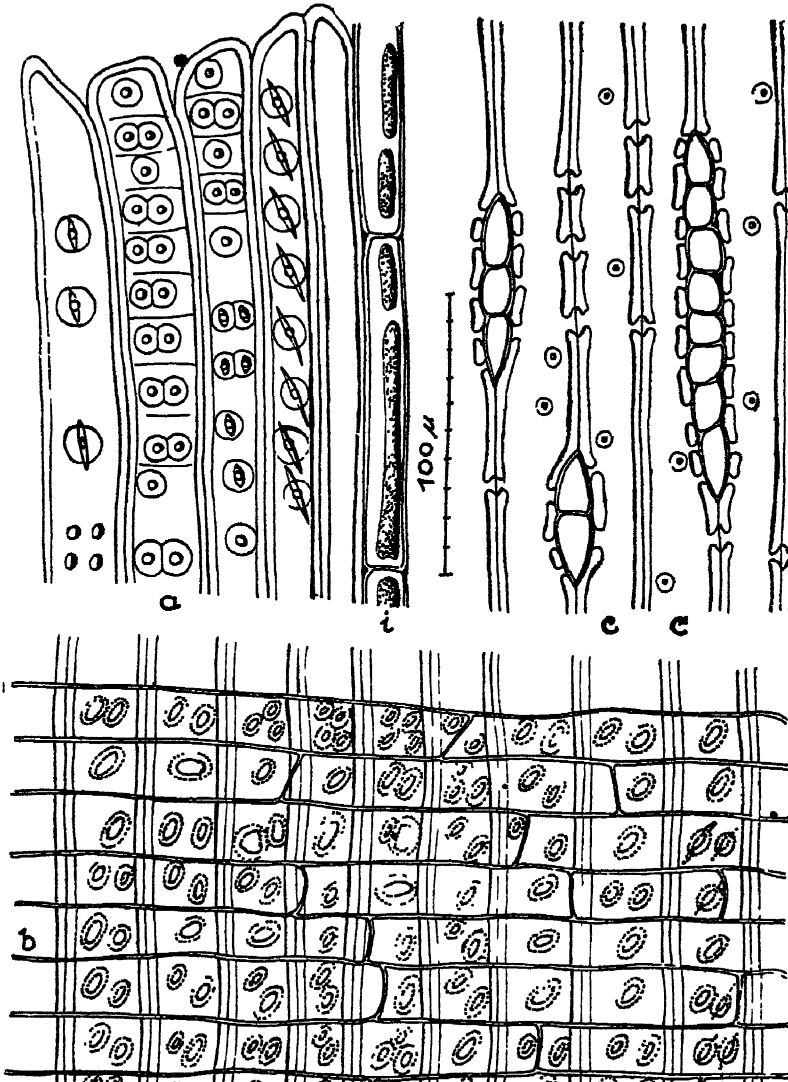


*Phot 47*
Radialschnitt (183×)

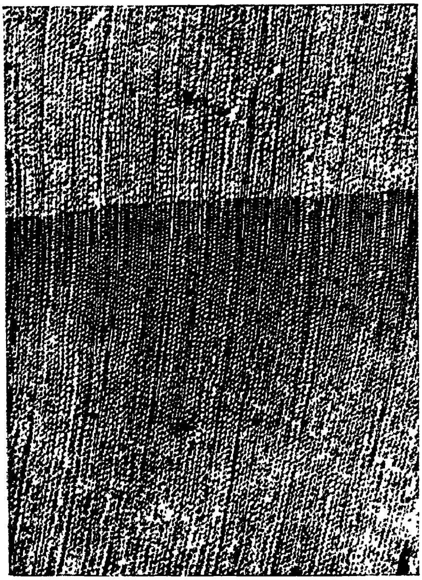


*Phot 48*
Tangentialschnitt (103×)

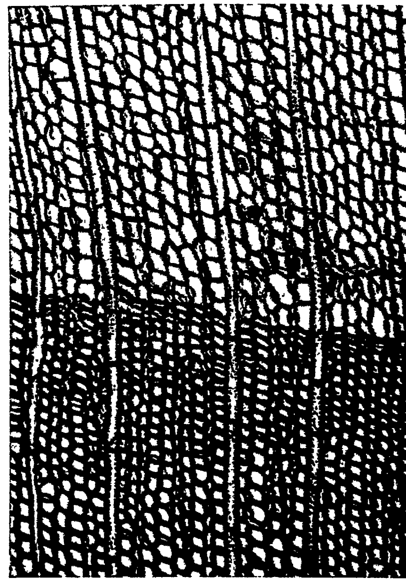
*12* Callitropsis araucarioides Compt




*Taf. 12.*
Callitropsis araucarioides Compt.



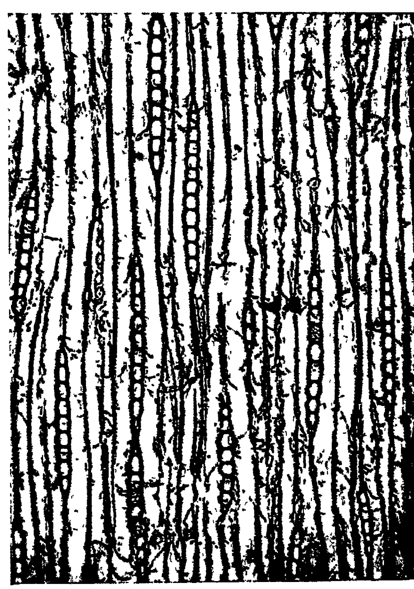
*Phot. 49.*
Querschnitt (27×)



*Phot. 50.*
Querschnitt (103×)

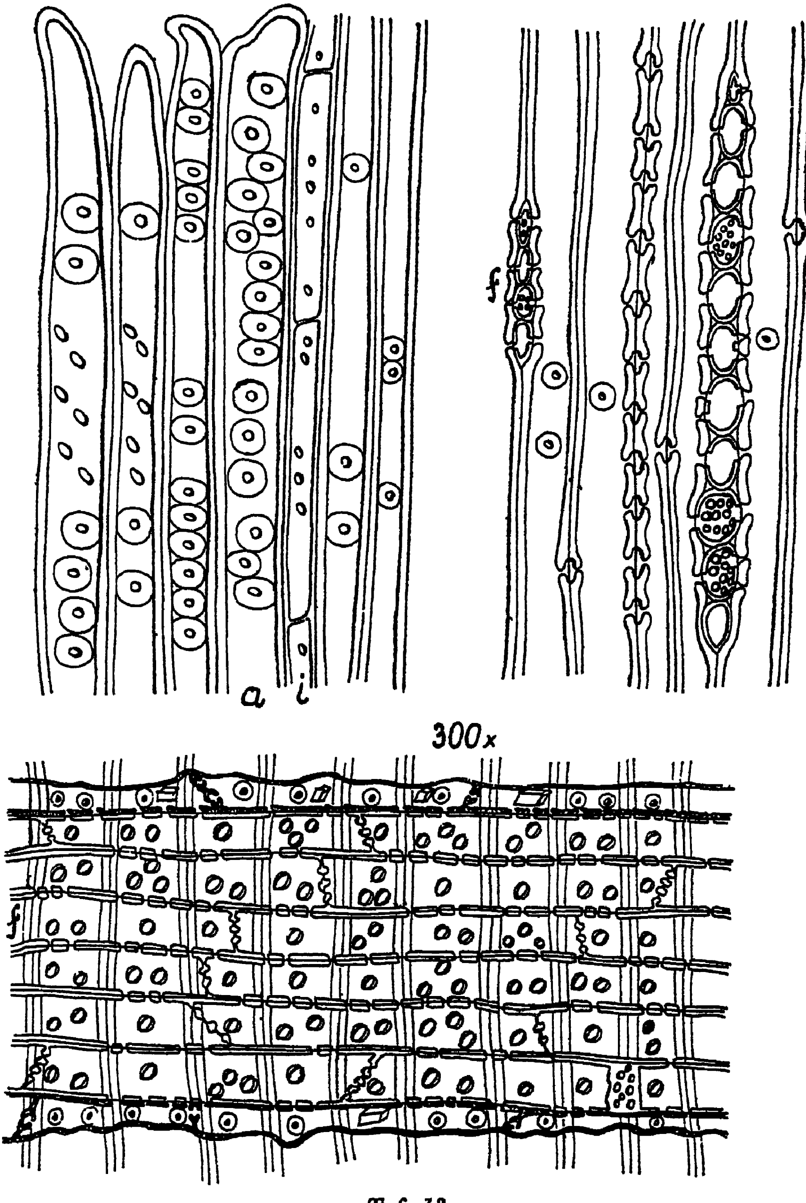


*Phot. 51.*
Radialschnitt (183×)

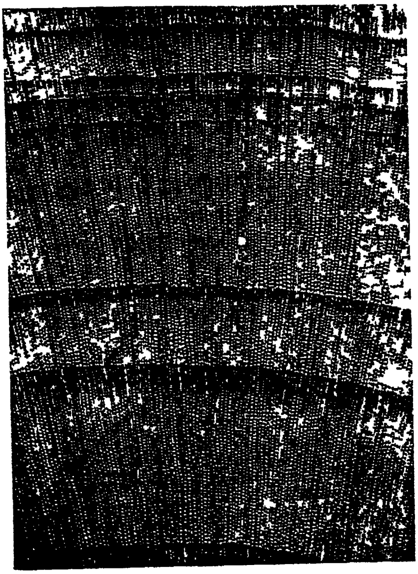


*Phot. 52.*
Tangentialschnitt (103×)

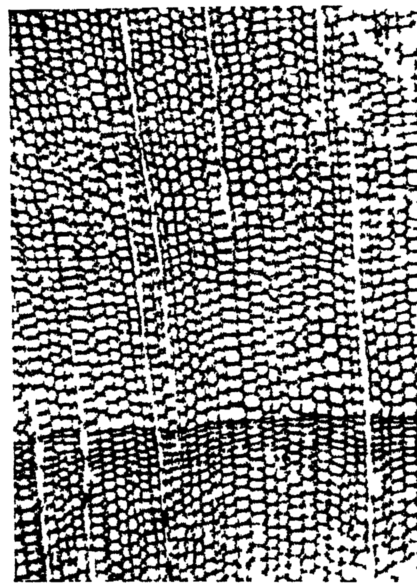
*13.* Cedrus Deodara Loud



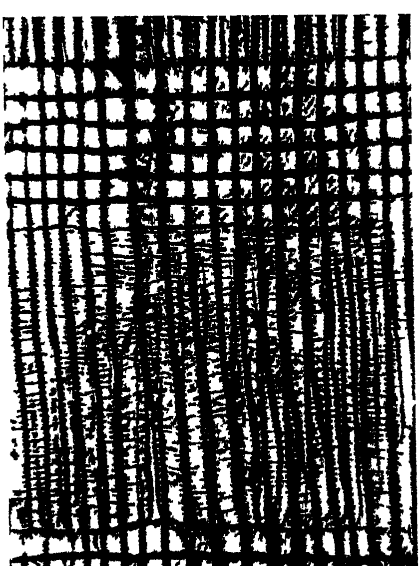

*Taf. 13.*
Cedrus Deodara Loud



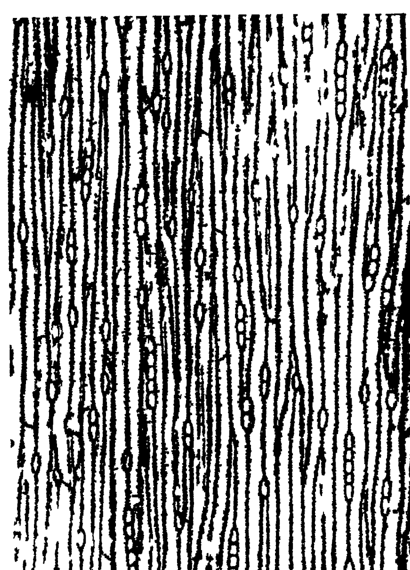
*Phot 53*
Querschnitt (27×)



*Phot 54*
Querschnitt (103×)

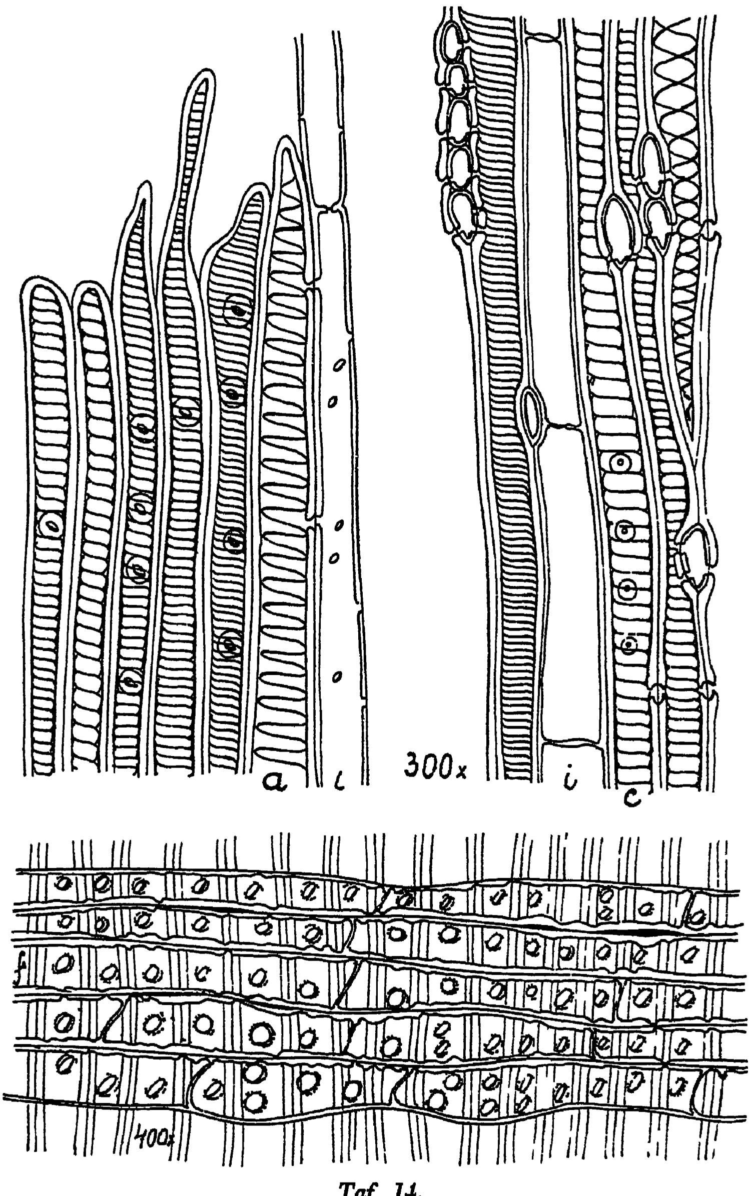


*Phot 55*
Radialschnitt (183×)

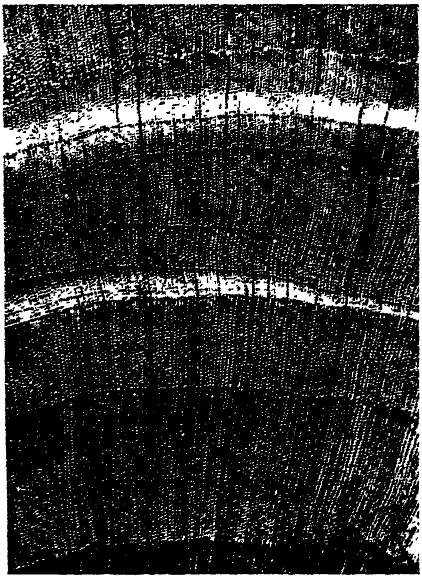


*Phot 56*
Tangentialschnitt (103×)

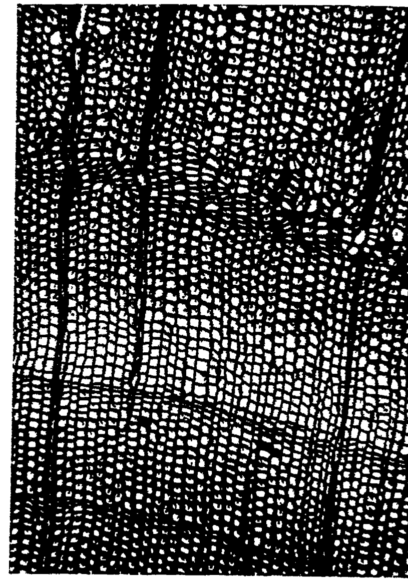
*14.* Cephalotaxus Fortunei Hook.



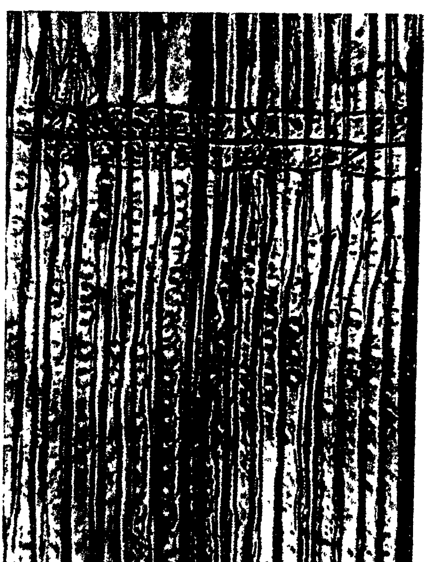

*Taf. 14.*
**Cephalotaxus Fortunei Hook.**



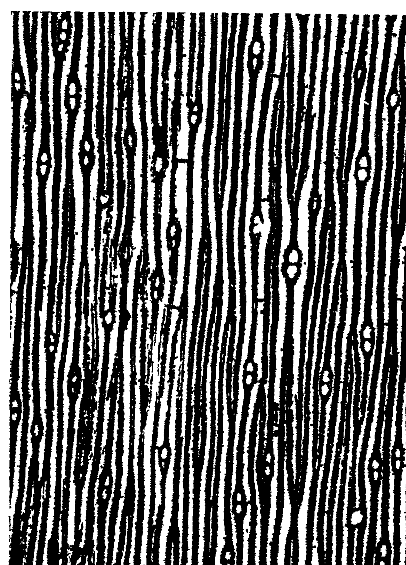
*Phot. 57.*
Querschnitt (27×)



*Phot. 58.*
Querschnitt (103×)

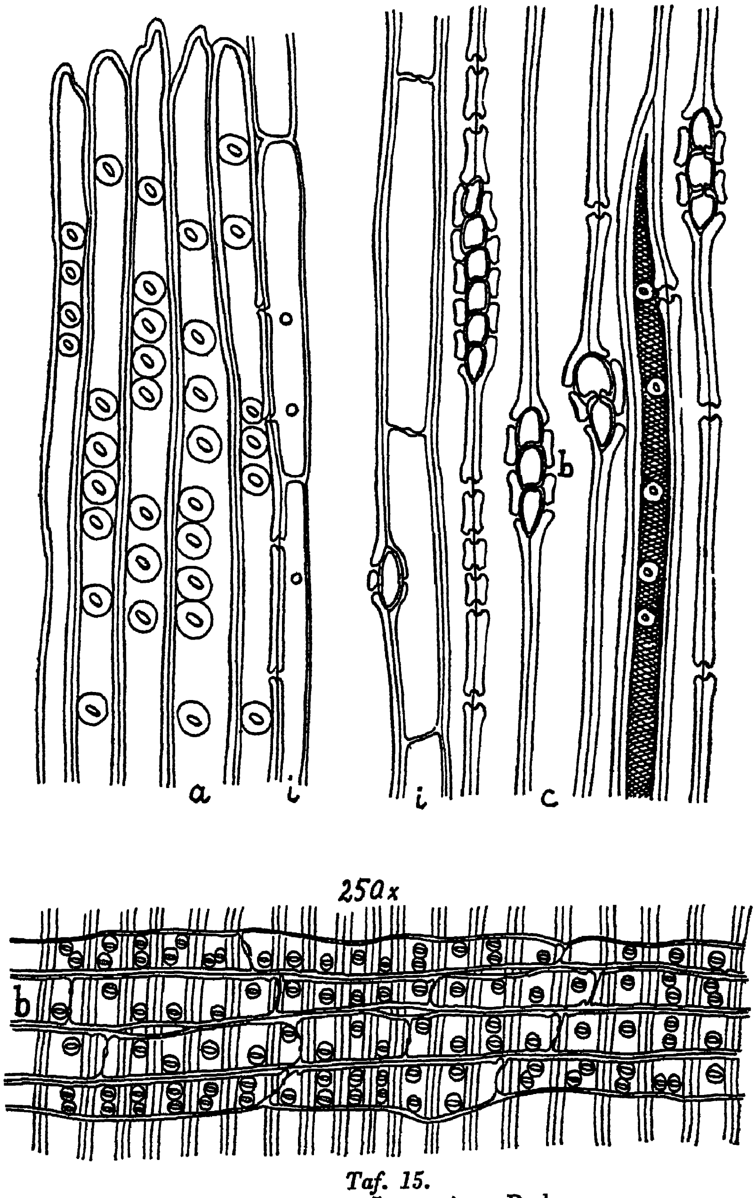


*Phot. 59.*
Radialschnitt (183×)

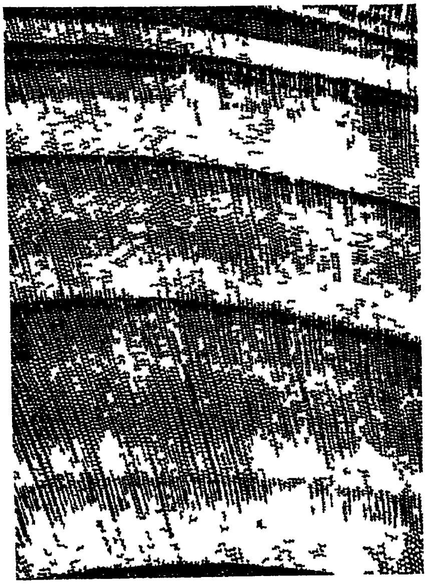


*Phot. 60.*
Tangentialschnitt (103×)

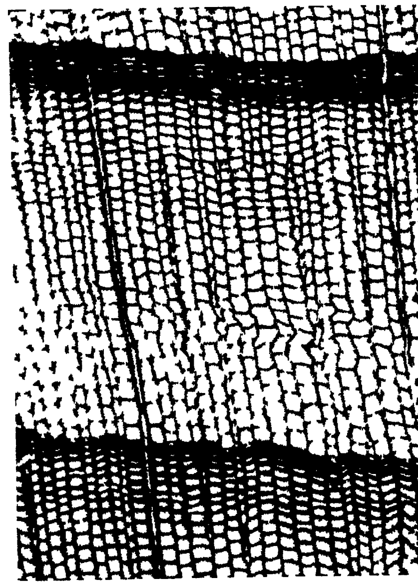
*15.* Chamaecyparis Lawsoniana Parl.



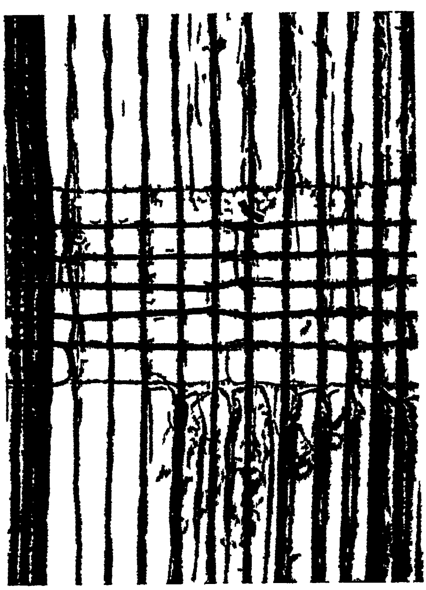

*Taf. 15.*
Chamaecyparis Lawsoniana Parl.



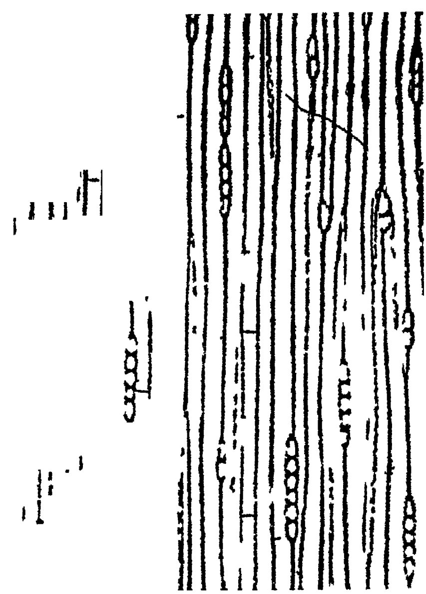
*Phot. 61*
Querschnitt (27 )



*Phot. 62*
Querschnitt (103×)

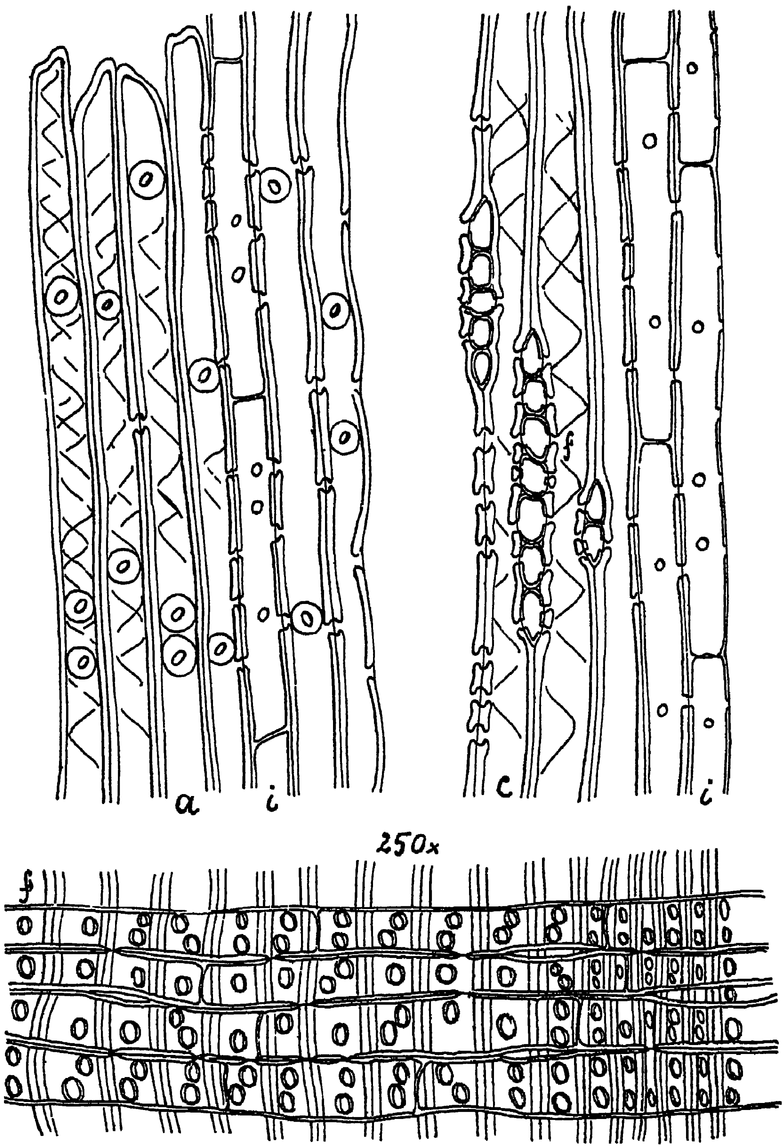


*Phot. 63*
Radialschnitt (183×)

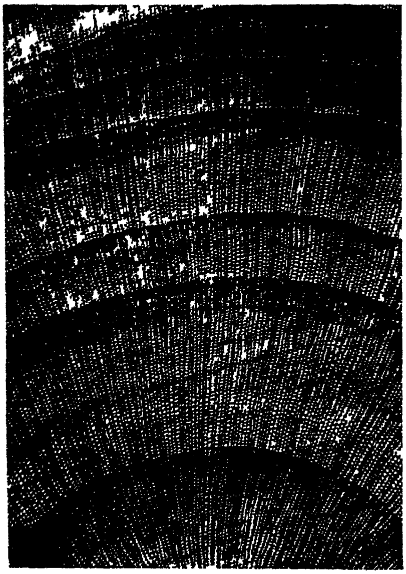


*64. Phot.*
Tangentialschnitt (103×)

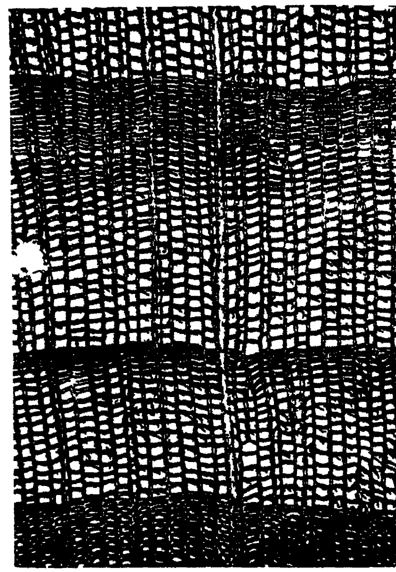
*16.* Cryptomeria japonica Don




*Taf. 16.*
Cryptomeria japonica Don.



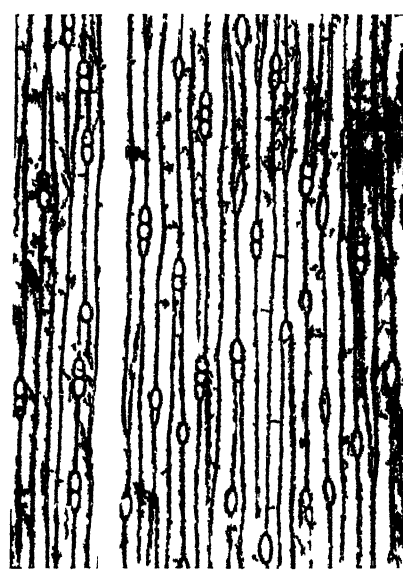
*Phot 65*
Querschnitt (27×)



*Phot 66*
Querschnitt (103×)

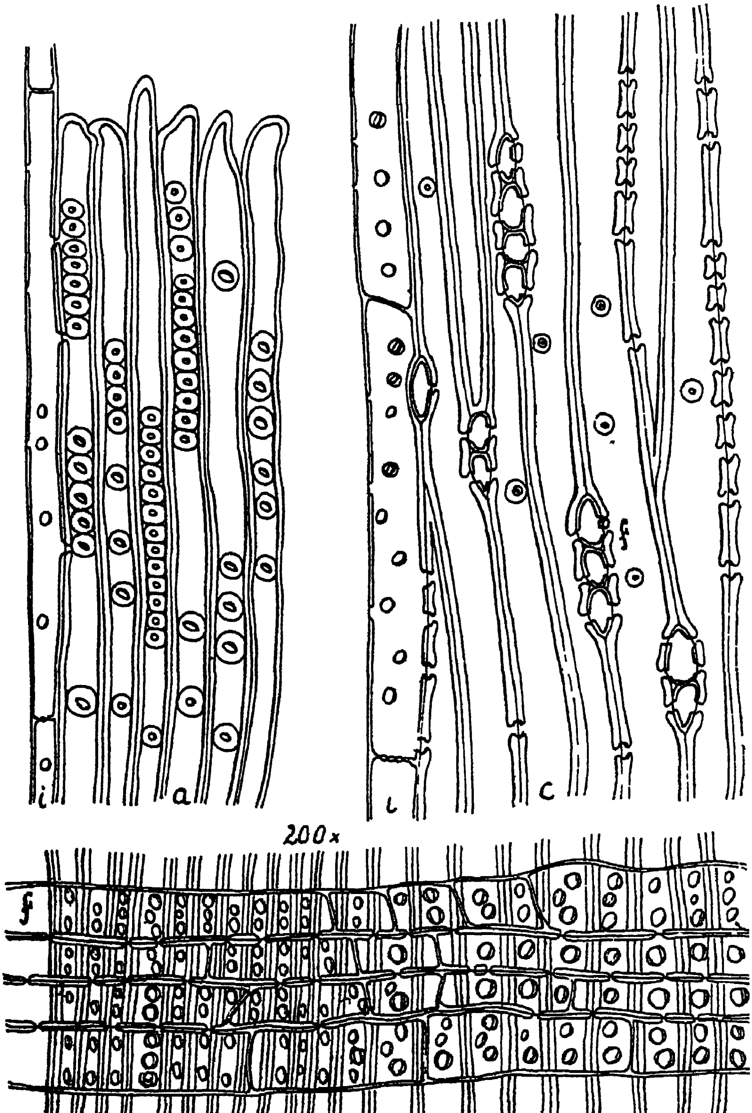


*Phot 67*
Radialschnitt (300×)

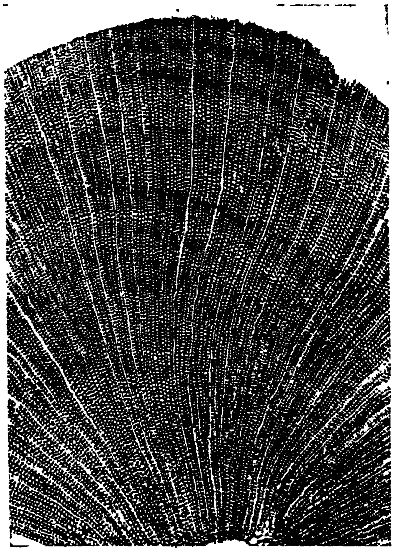


*Phot 68*
Tangentialschnitt (103×)

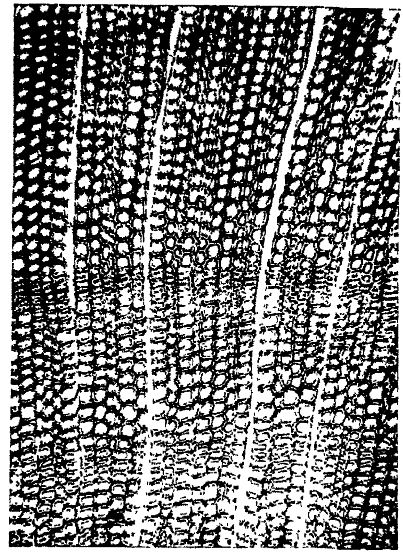
*17* Cunninghamia sinensis R Br.



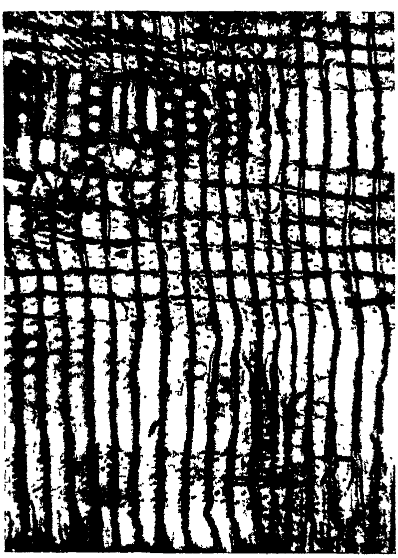

*Taf. 17.*
Cunninghamia sinensis R. Br.



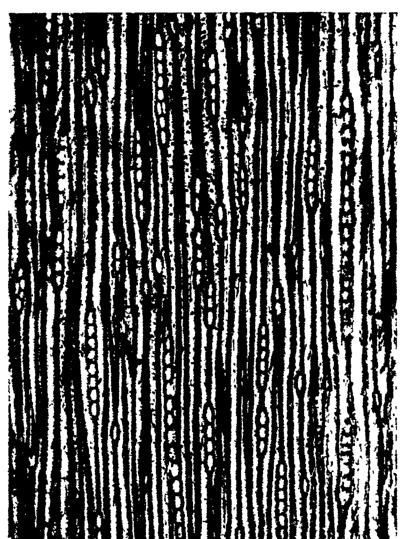
*Phot. 69.*
Querschnitt (27×)



*Phot. 70.*
Querschnitt (103×)

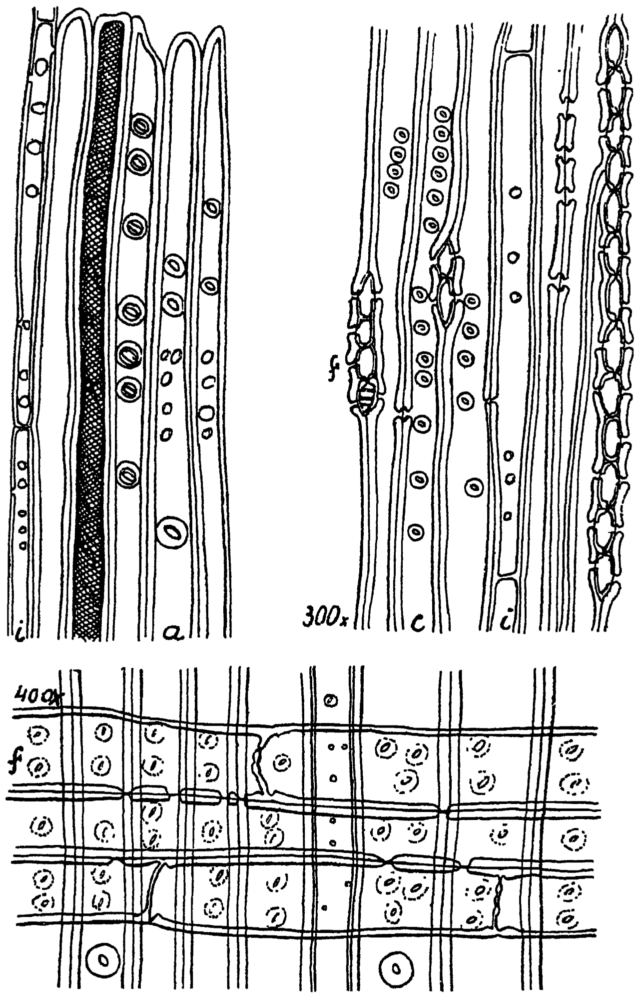


*Phot. 71.*
Radialschnitt (183×)

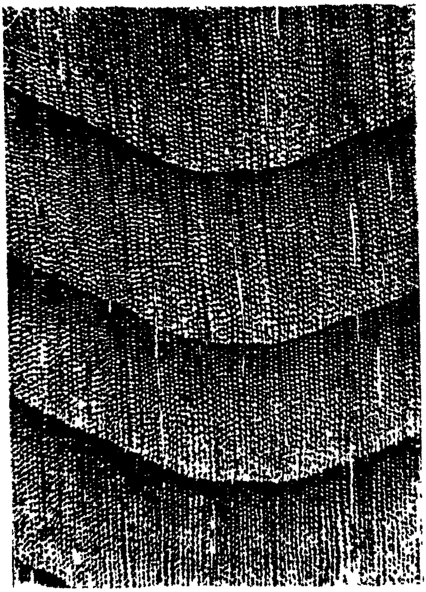


*Phot. 72.*
Tangentialschnitt (103×)

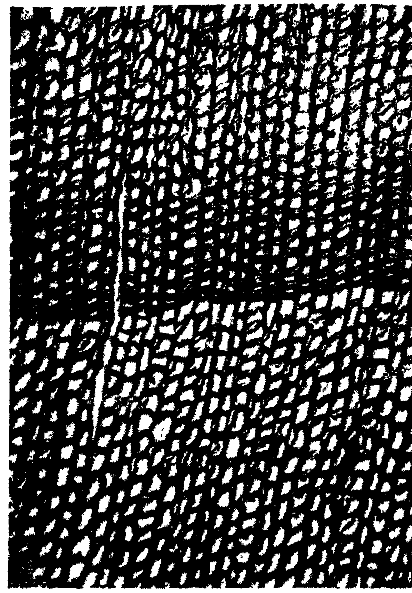
*18.* Cupressus sempervirens L.



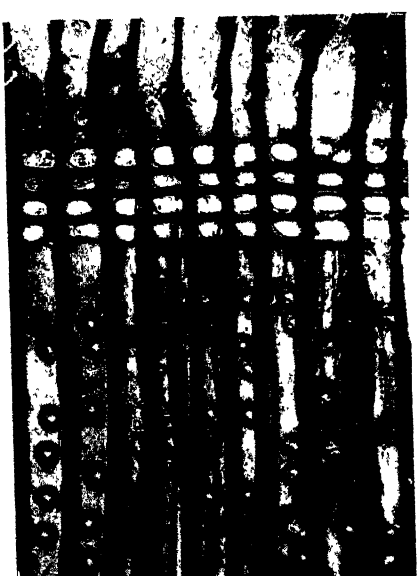

*Taf. 18.*
Cupressus sempervirens L.



*Phot. 73.*
Querschnitt (27×)



*Phot. 74.*
Querschnitt (103×)

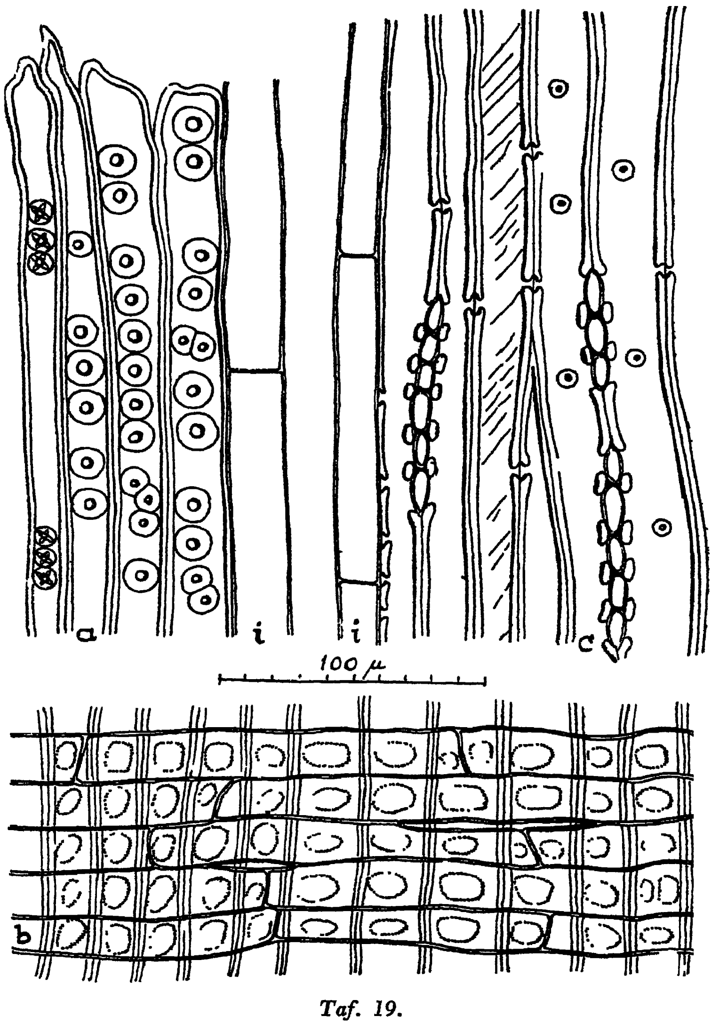


*Phot. 75.*
Radialschnitt (183×)

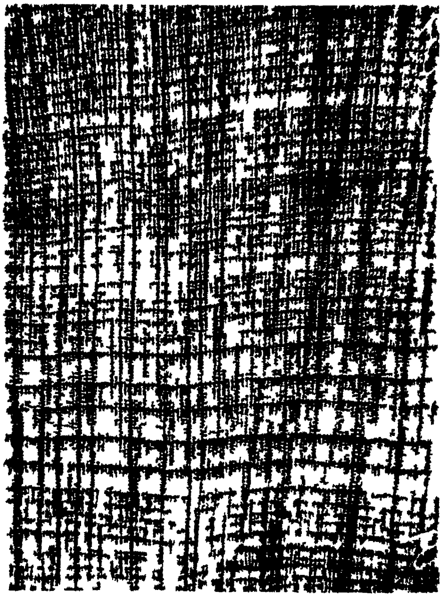


*Phot. 76.*
Tangentialschnitt (103×)

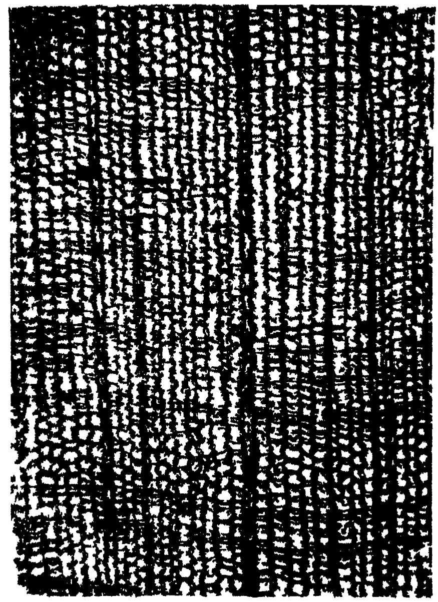
*19.* Dacrydium Franklini Hook.



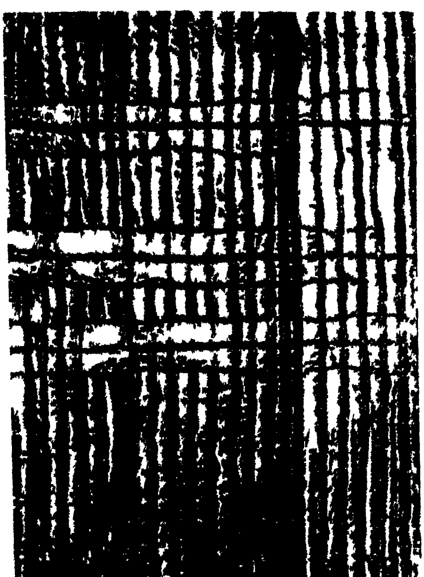

*Taf. 19.*
**Dacrydium Franklini Hook.**



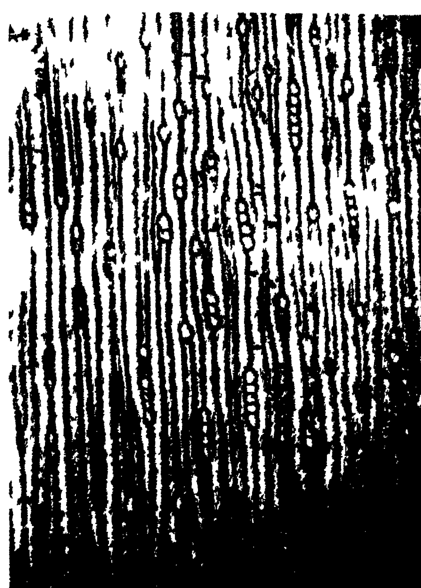
*Phot* –
Querschnitt ( )



*Phot 78*
Querschnitt (103 )

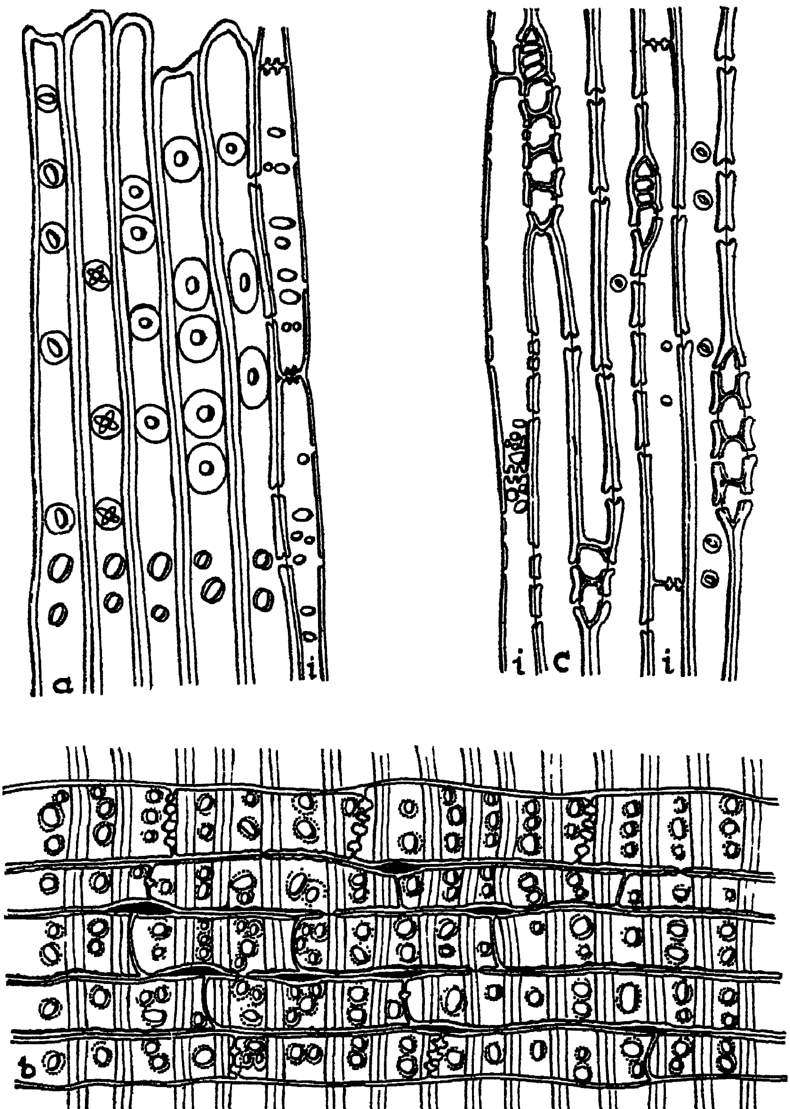


*Phot 79*
Radialschnitt (183 )

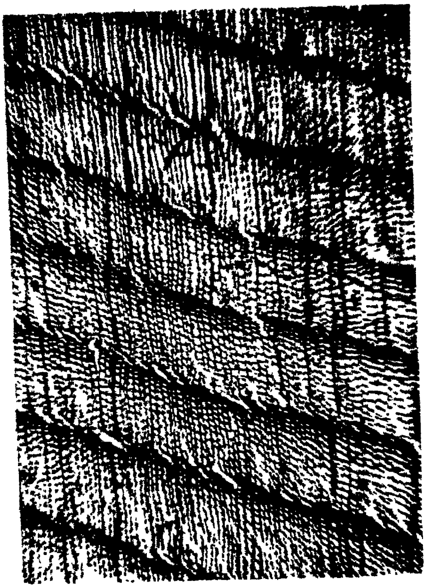


*Phot 80*
Tangentialschnitt (103 ×)

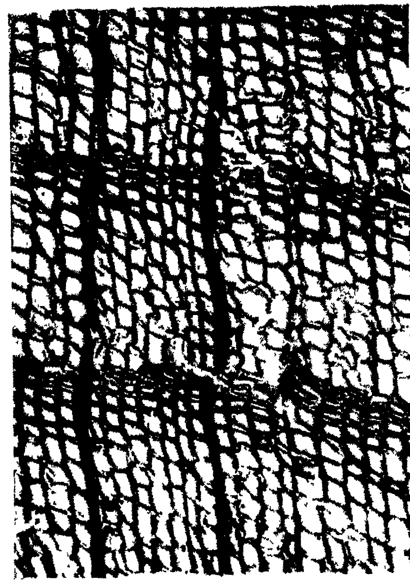
*20* Diselma Archeri Hook




*Taf. 20.*
Diselma Archeri Hook.



*Phot. 81.*
Querschnitt (27×)



*Phot. 82.*
Querschnitt (103×)

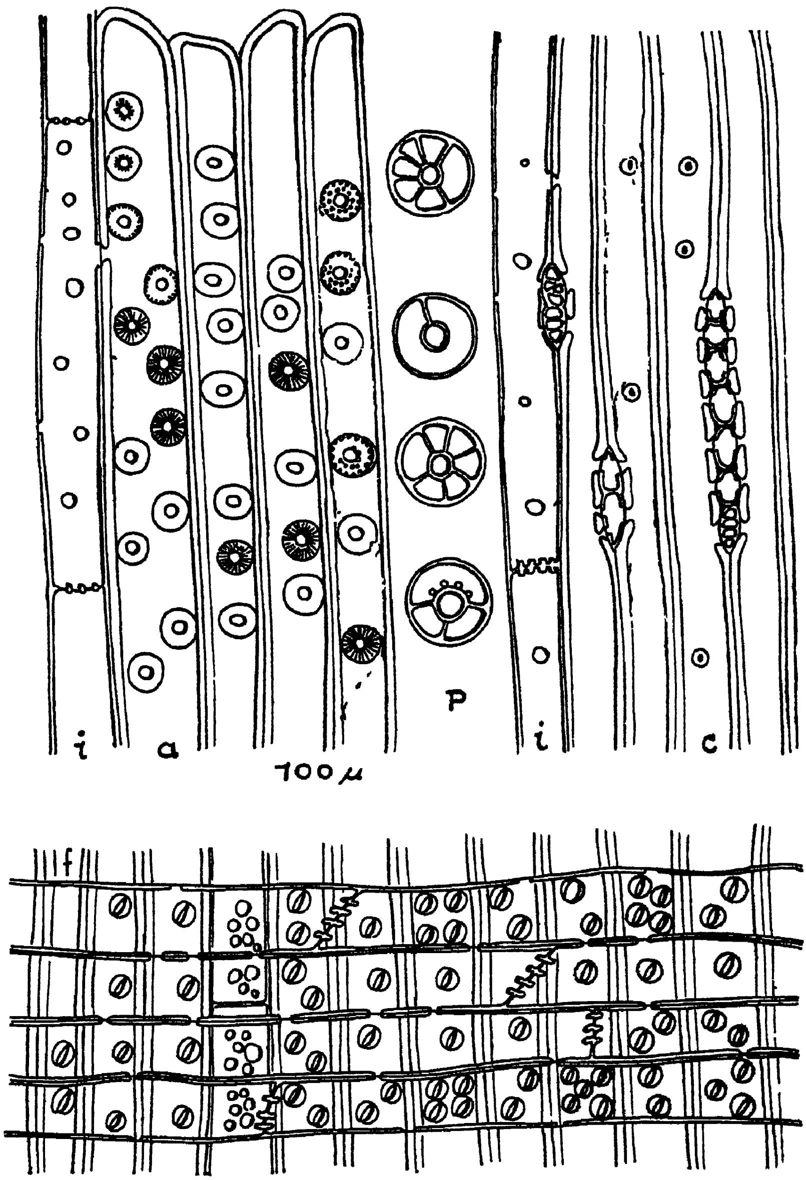


*Phot. 83.*
Radialschnitt (183×)

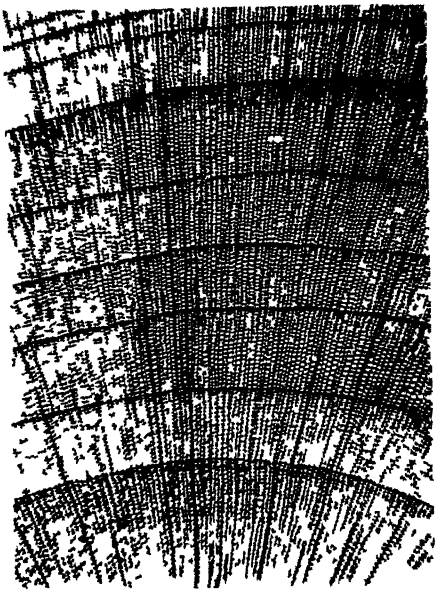


*Phot. 84.*
Tangentialschnitt (103×)

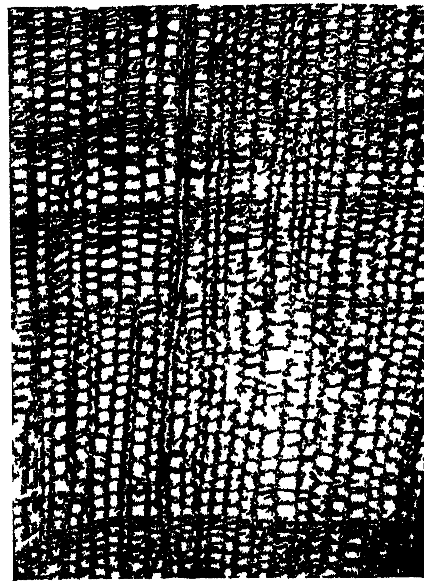
*21.* Fitzroya patagonica Hook.




*Taf. 21.*
**Fitzroya patagonica Hook.**



*Phot 85*
Querschnitt (27 )



*Phot 86*
Querschnitt (103 )

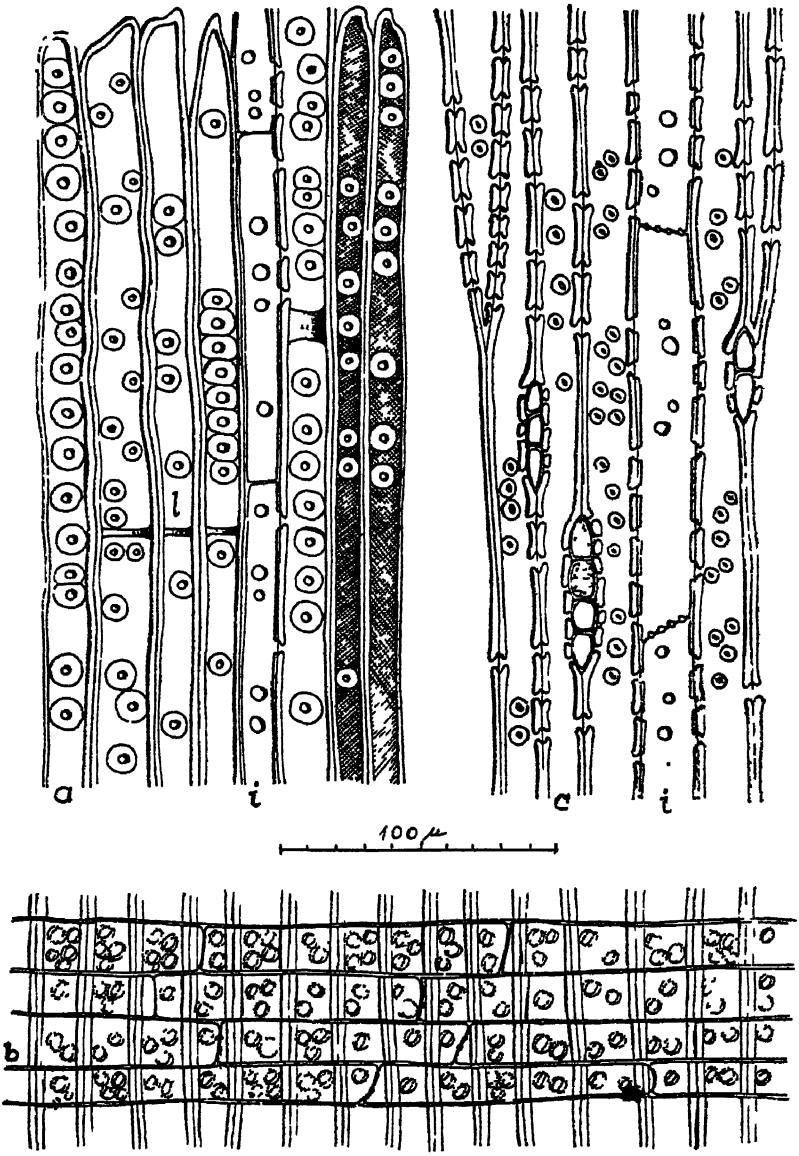


*Phot 87*
Radialschnitt (183 )

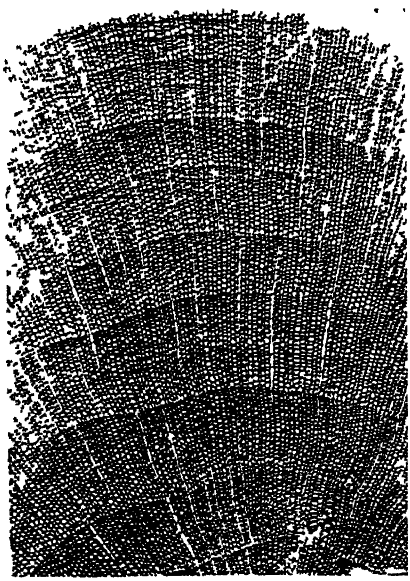


*Phot 88*
Tangentialschnitt (103 )

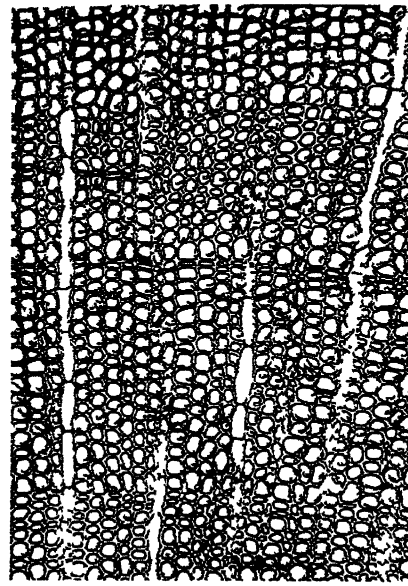
*22.* Fokienia Hodginsii Henry et Th



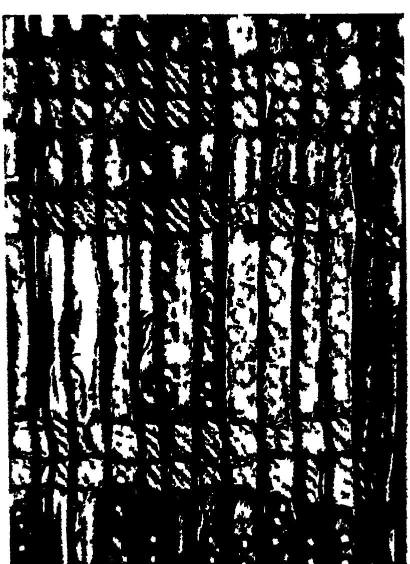

*Taf. 22.*
Fokienia Hodginsii Henry et Th.



*Phot 89*
Querschnitt (27 ×)



*Phot 90*
Querschnitt (103 ×)

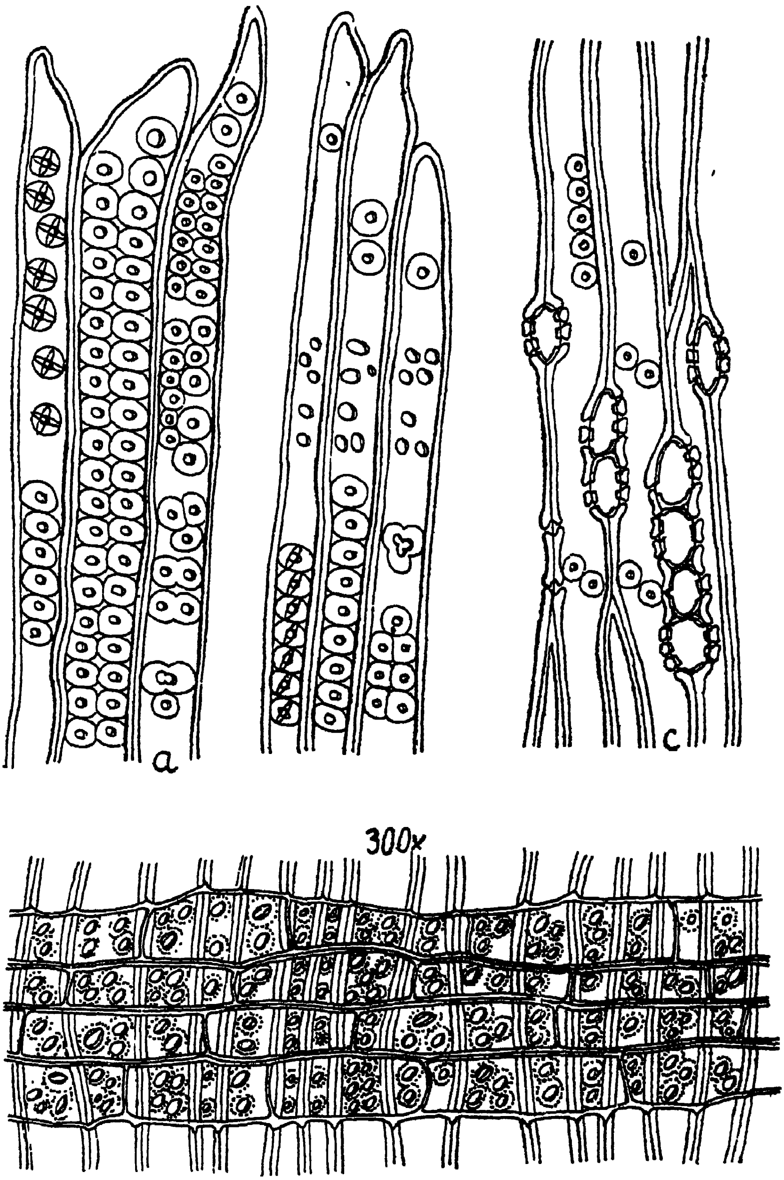


*Phot. 91*
Radialschnitt (183 ×)

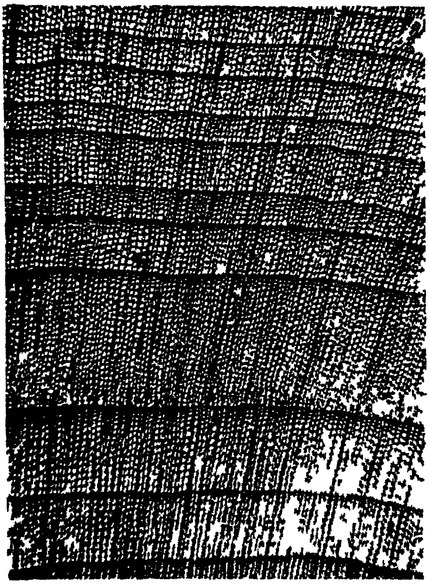


*Phot. 92*
Tangentialschnitt (103 ×)

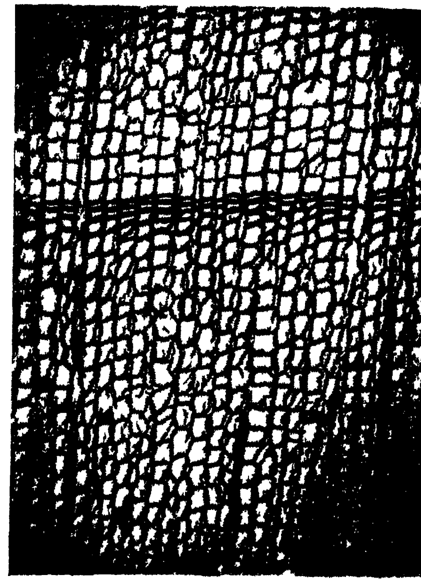
*23.* Ginkgo biloba Kaempf.



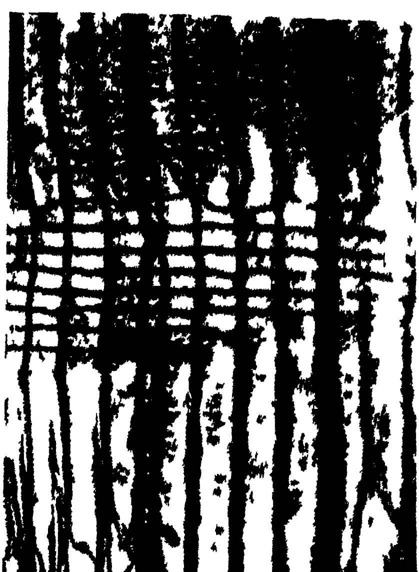

*Taf. 23.*
Ginkgo biloba Kaempf.



*Phot 93*
Querschnitt (27×)



*Phot 94*
Querschnitt (103 )

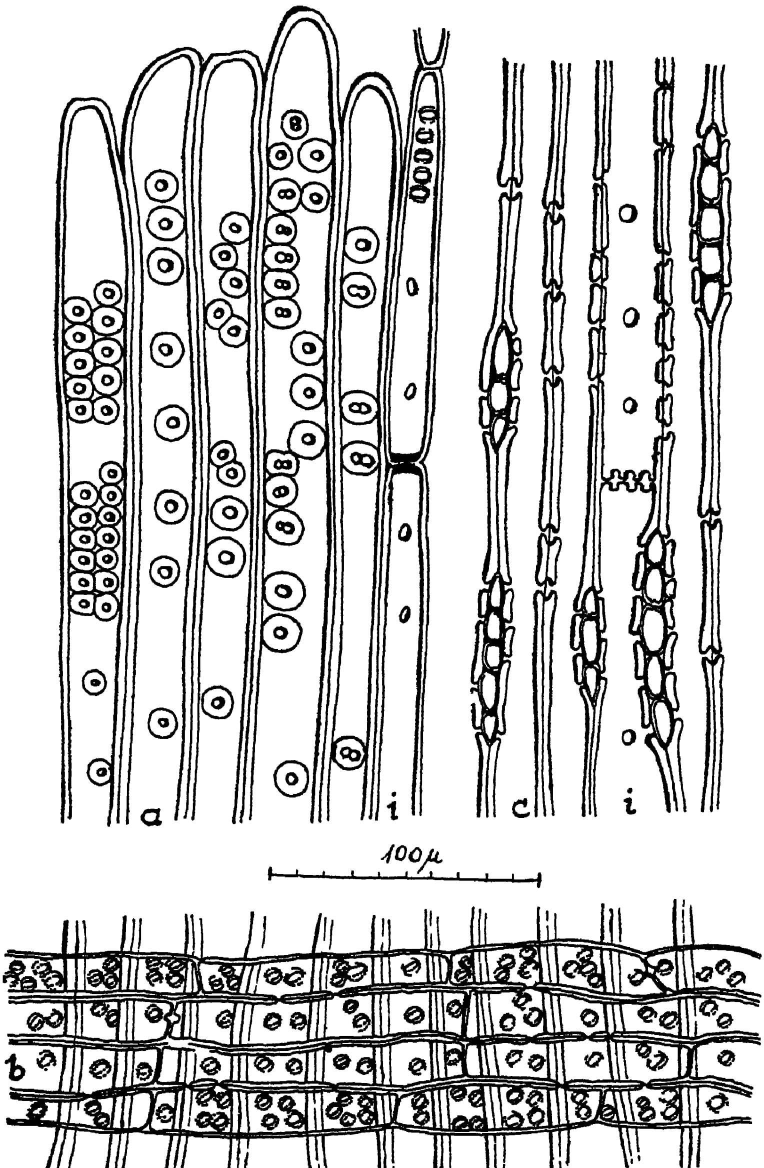


*Phot 95*
Radialschnitt (183 )



*Phot 96*
Tangentialschnitt (103×)

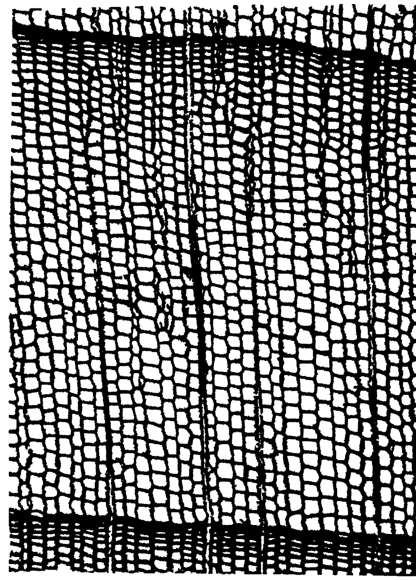
24 Glyptostrobus heterophyllus Endl



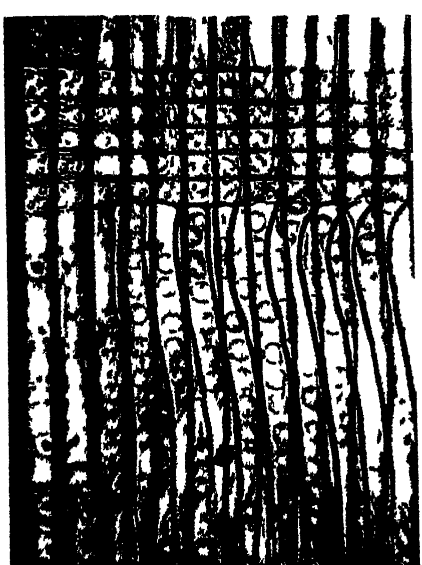

*Taf. 24.*
Glyptostrobus heterophyllus Endl.



*Phot 97*
Querschnitt



*Phot 98*
Querschnitt

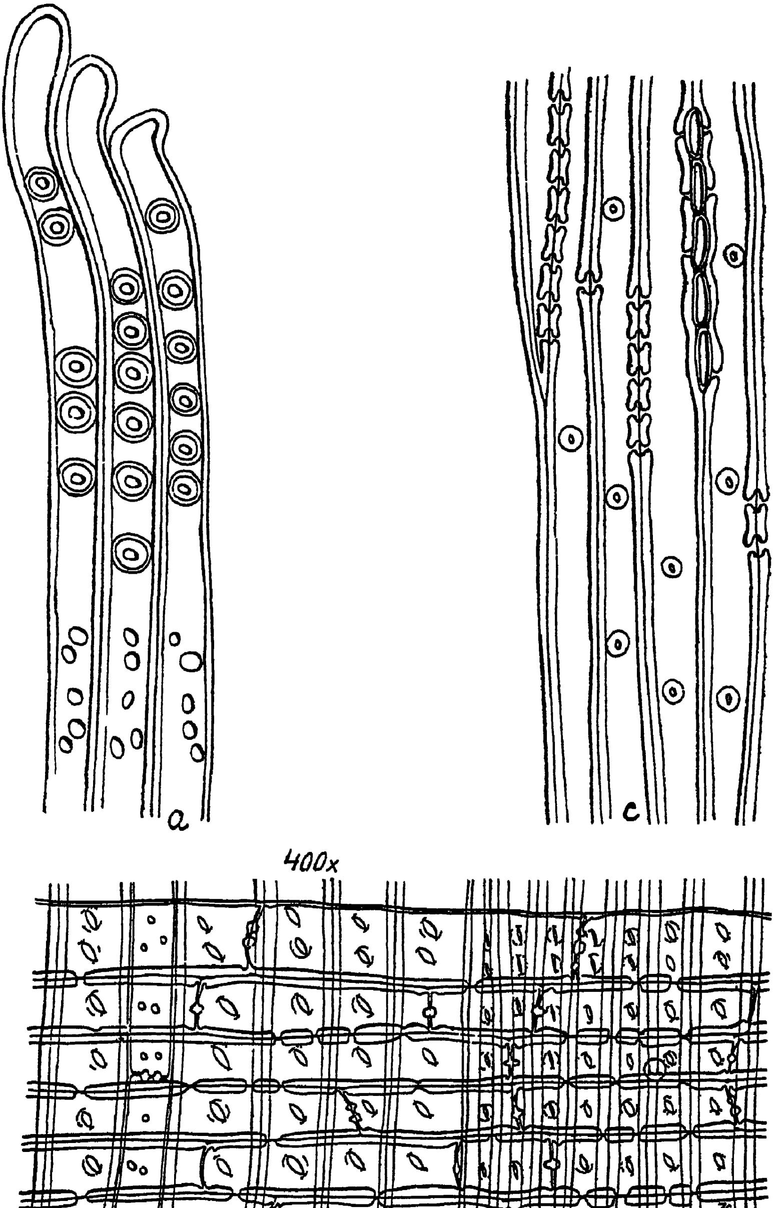


*Phot 99*
Radialschnitt

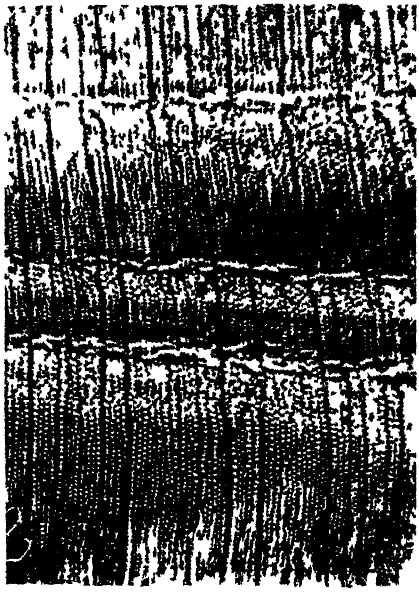


*Phot 100*
Tangentialschnitt

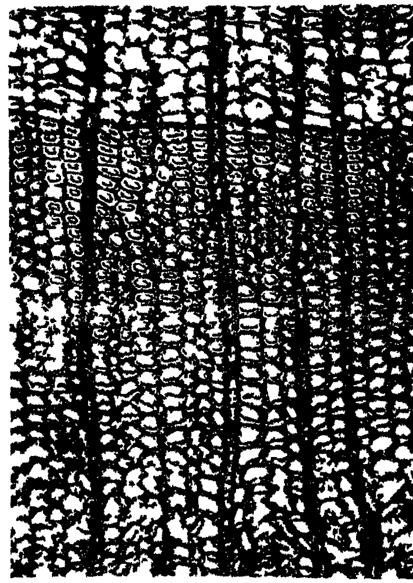
*25* Juniperus communis L



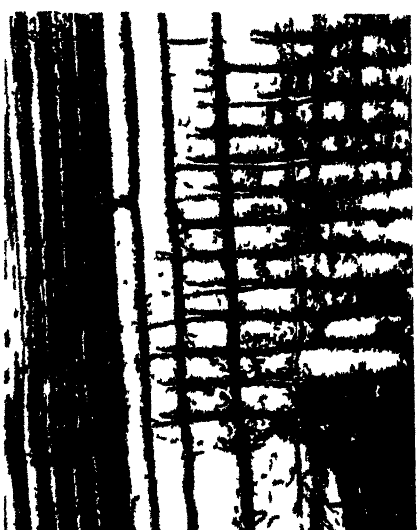

*Taf 25*
**Juniperus communis L.**



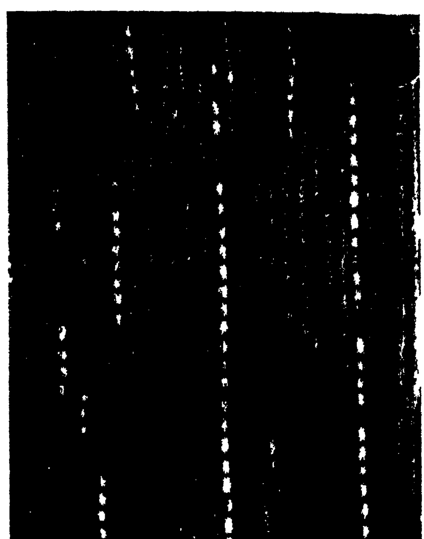
*Phot 101*
Querschnitt (27  )



*Phot 102*
Querschnitt (103

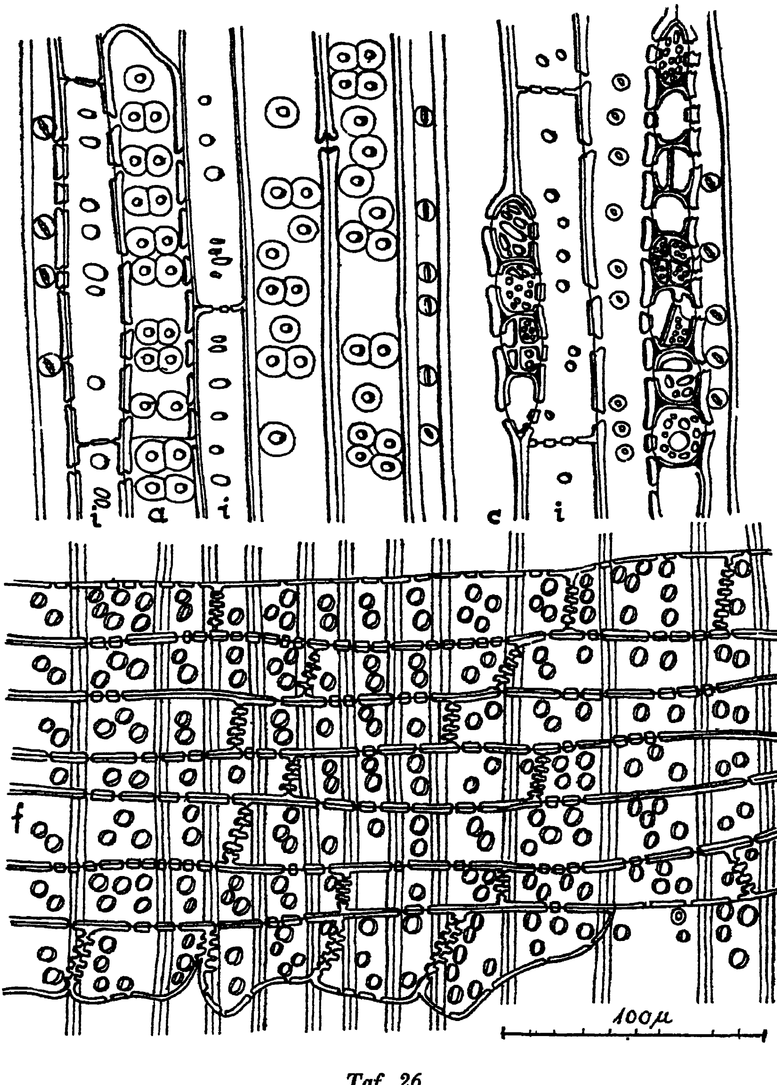


*Phot 103*
Radialschnitt (183×)

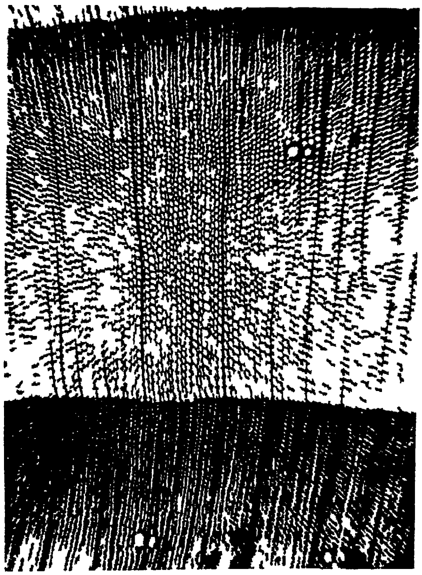


*Phot 104*
Tangentialschnitt (103  )

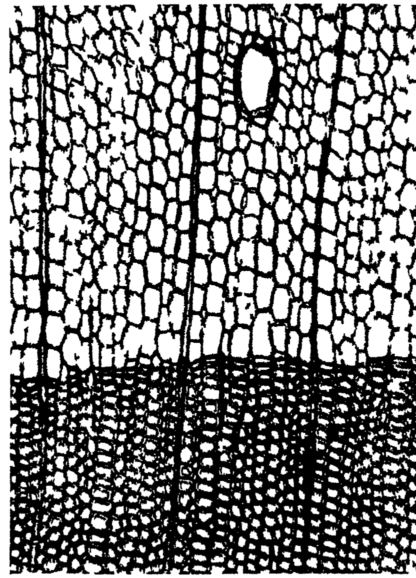
26 Keteleeria Fortunei Carr.



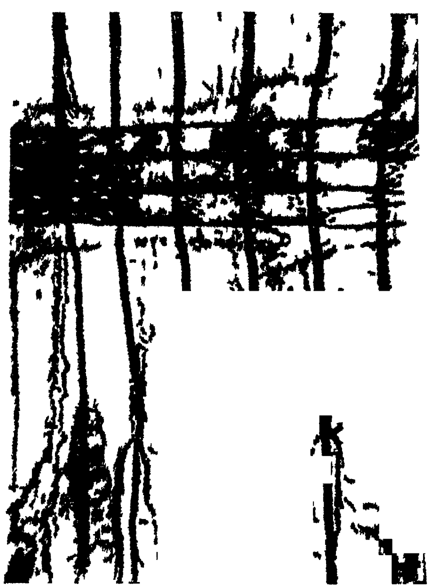

*Taf. 26.*
Ketelelria Fortunei Carr.



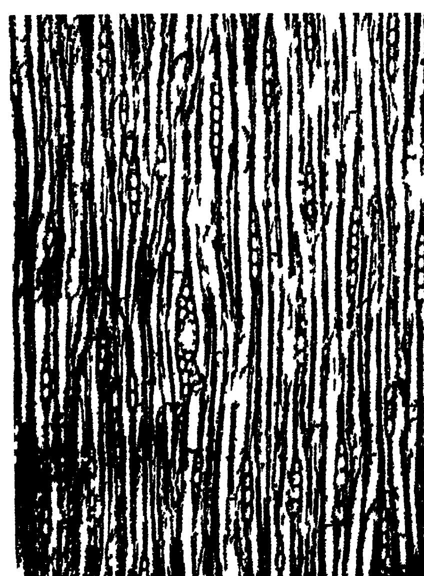
*Phot 10ɔ*
Querschnitt (27 )



*Phot 106*
Querschnitt (103 )

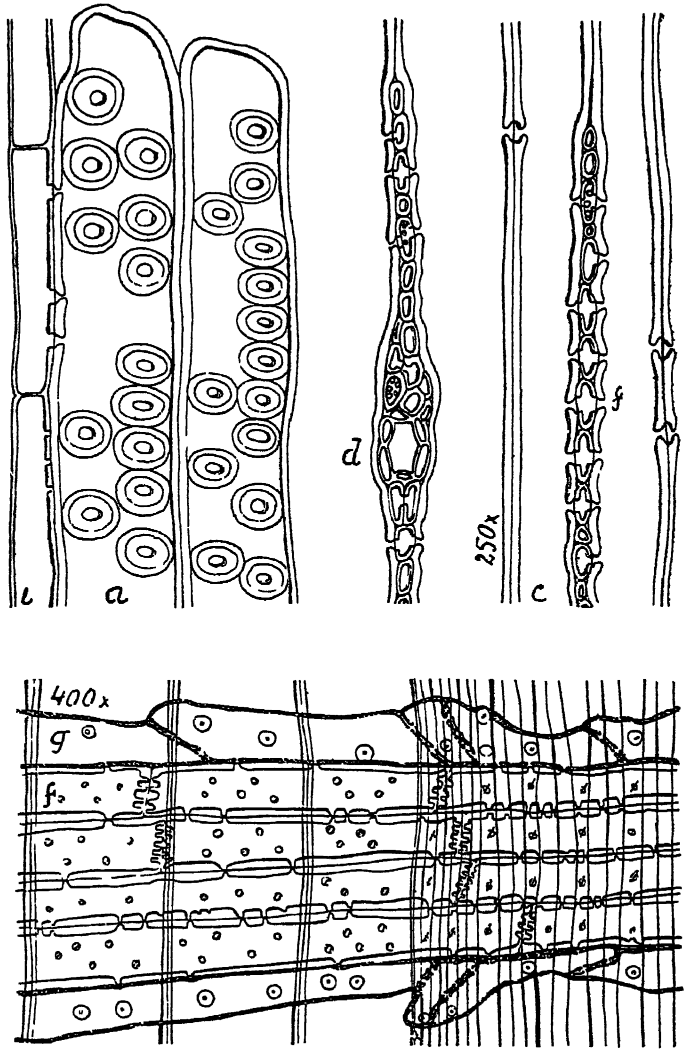


*Phot 107*
Radialschnitt (183×)

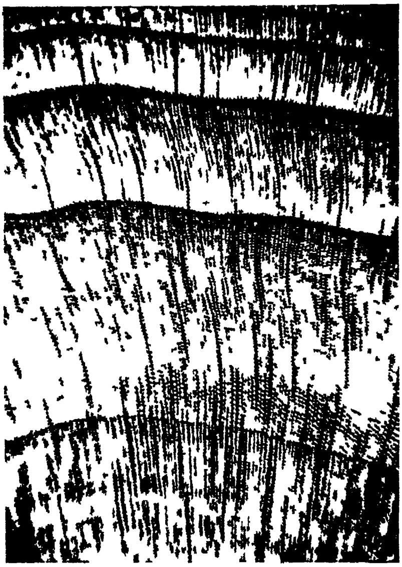


*Phot 108*
Tangentialschnitt (103×)

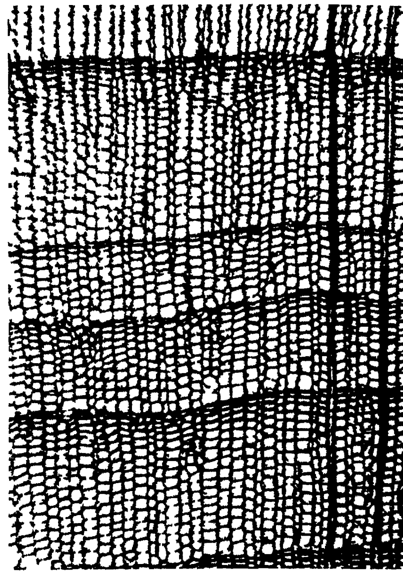
*27* Larix decidua Mill



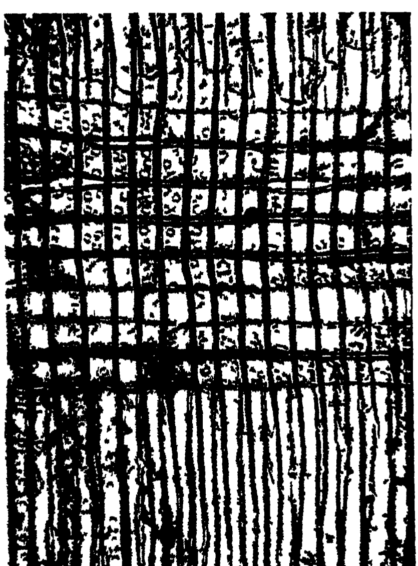

*Taf. 27.*
**Larix decidua Mill.**



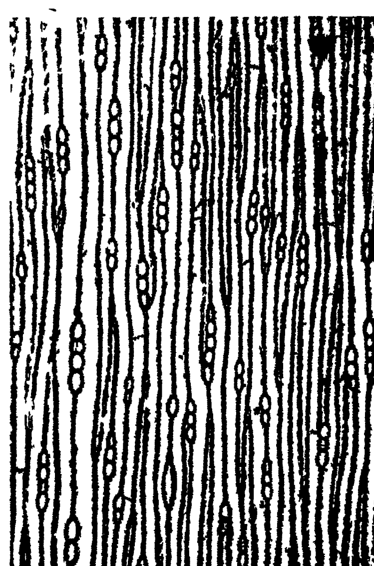
*Phot 109*
Querschnitt (27 )



*Phot 110*
Querschnitt (103×)

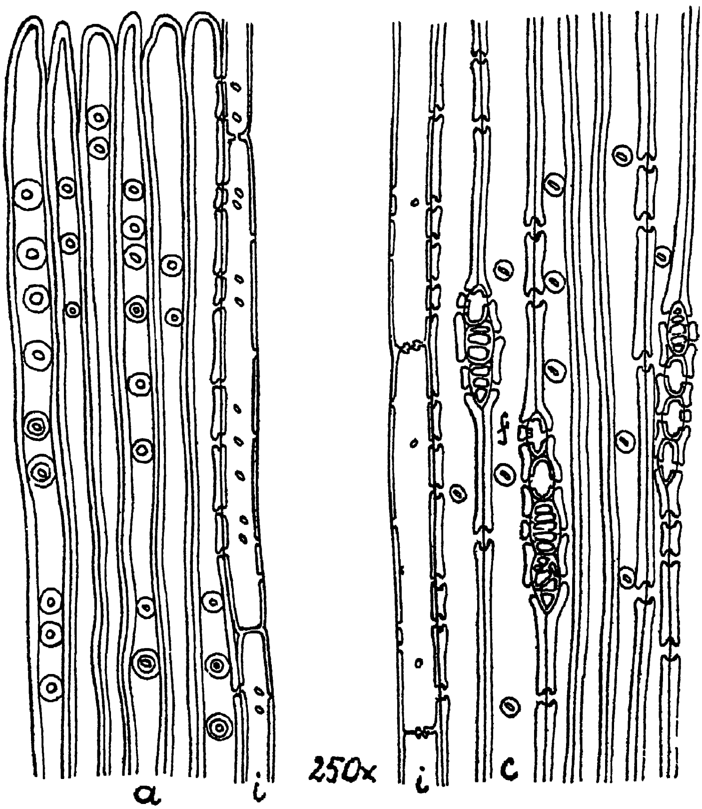


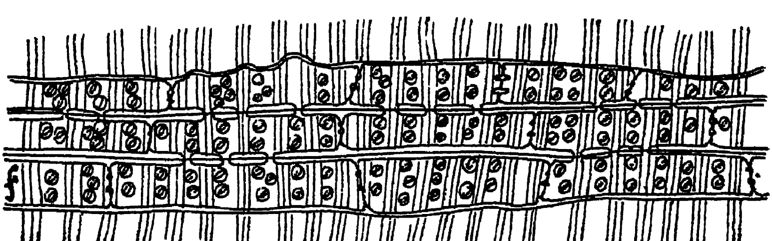
*Phot 111*
Radialschnitt (183×)



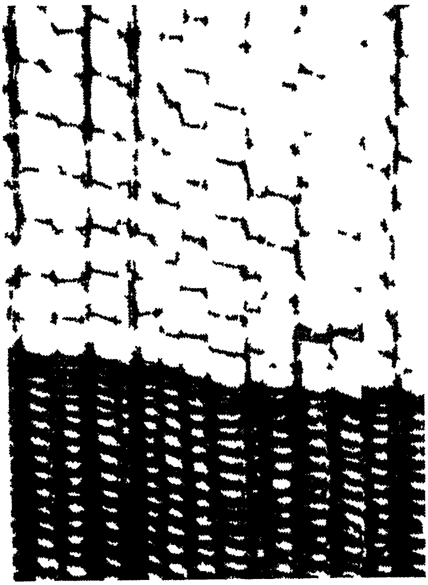
*Phot 112*
Tangentialschnitt (103)

*28.* Libocedrus decurrens Torr.



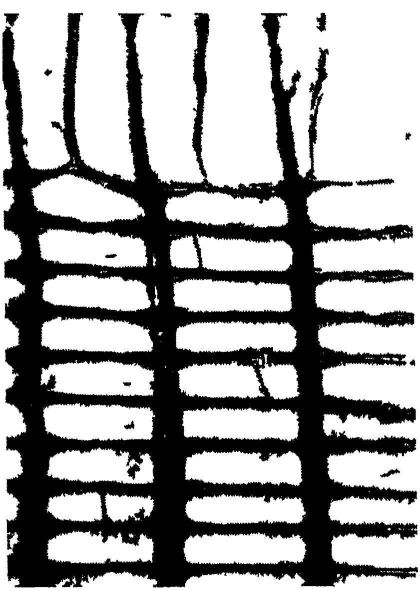

*Taf. 28.*
Libocedrus decurrens Torr.



*Phot 113*
Querschnitt (103 )



*Phot 114*
Tangentialschnitt (103 ×)

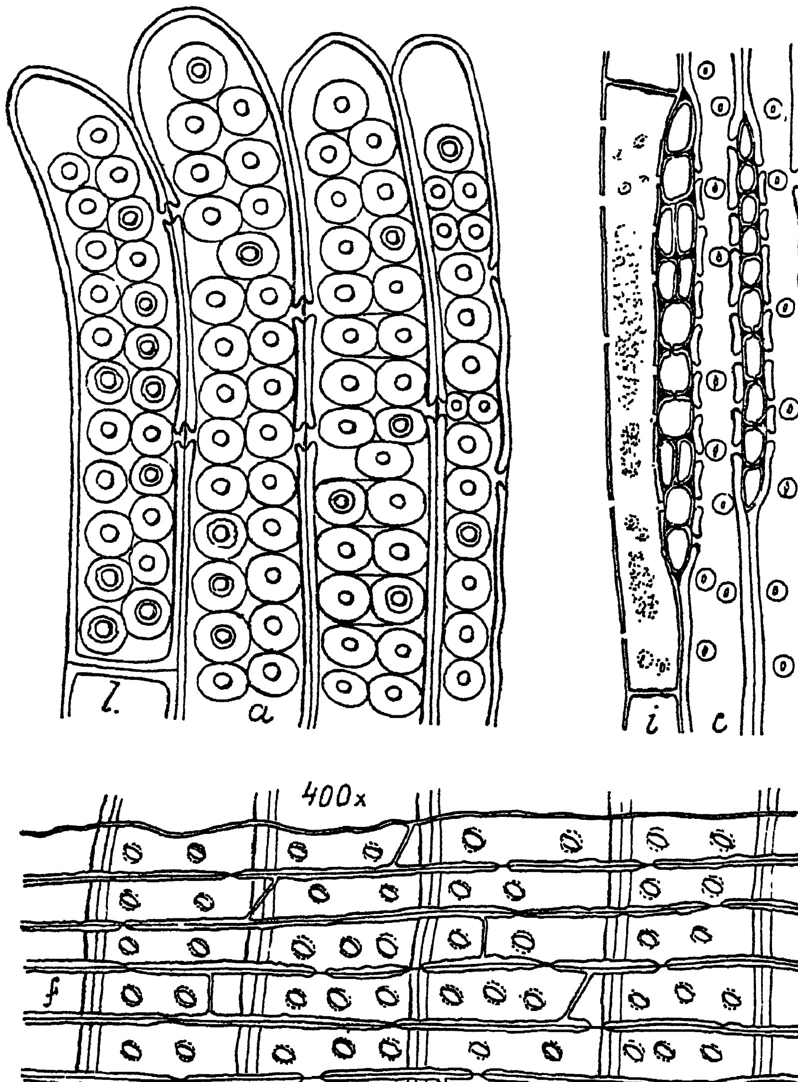


*Phot 115*
Radialschnitt (300 ×)

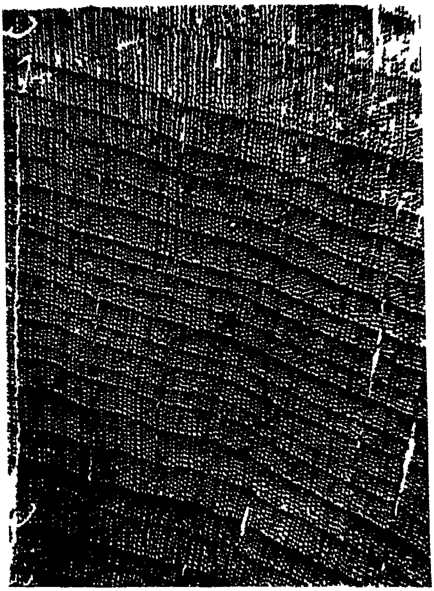


*Phot 116*
Tangentialschnitt (300 ×)

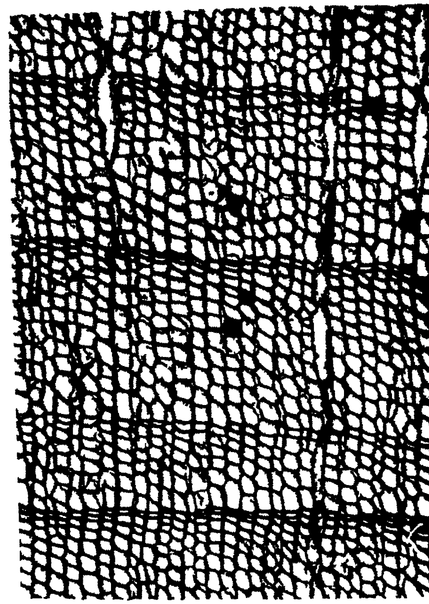
*29* Metasequoia glyptostroboides Hu et Cheng



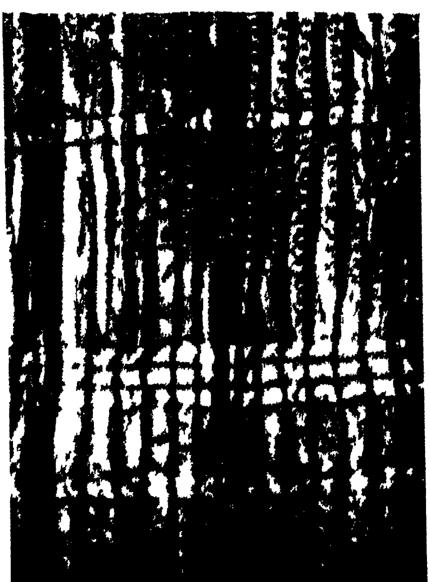

*Taf. 29.*
Metasequoia glyptostroboides Hu et Cheng



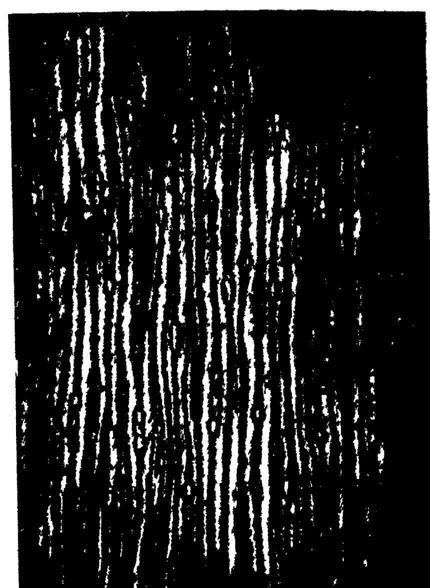
*Phot 11*[illegible]
Querschnitt (2[illegible])



*Phot 118*
Querschnitt (103 [illegible])

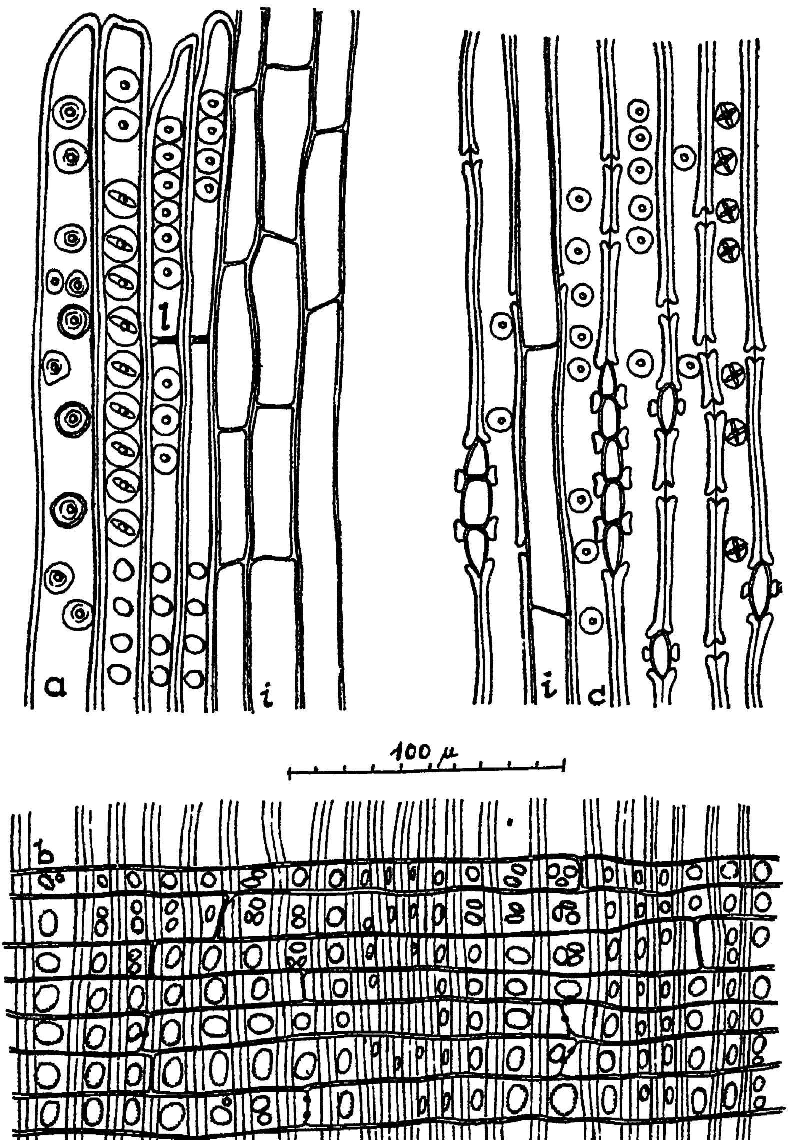


*Phot 119*
Radialschnitt (183 ×)

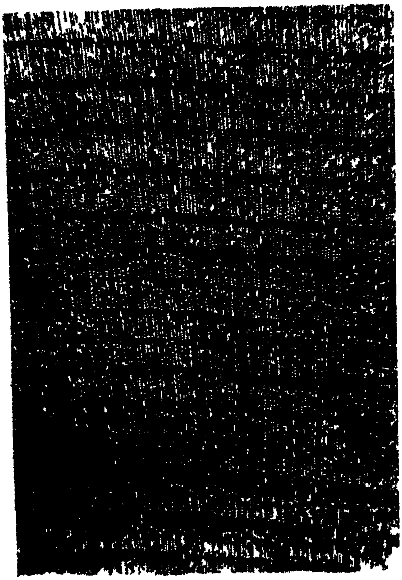


*Phot 120*
Tangentialschnitt (103 ×)

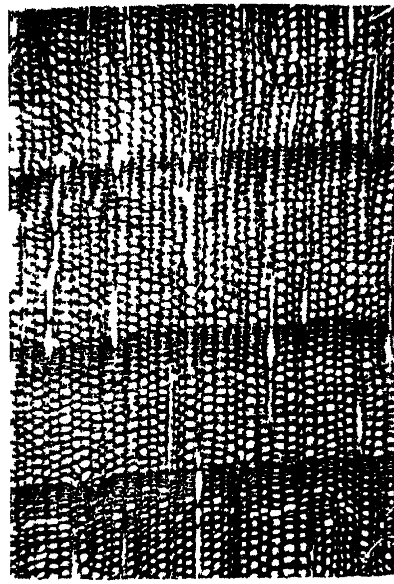
*30* Microcachrys tetragona Hook f




*Taf. 30.*
Microcachrys tetragona Hook f.



*Phot 121*
Querschnitt (103 )



*Phot 122*
Querschnitt (27×)

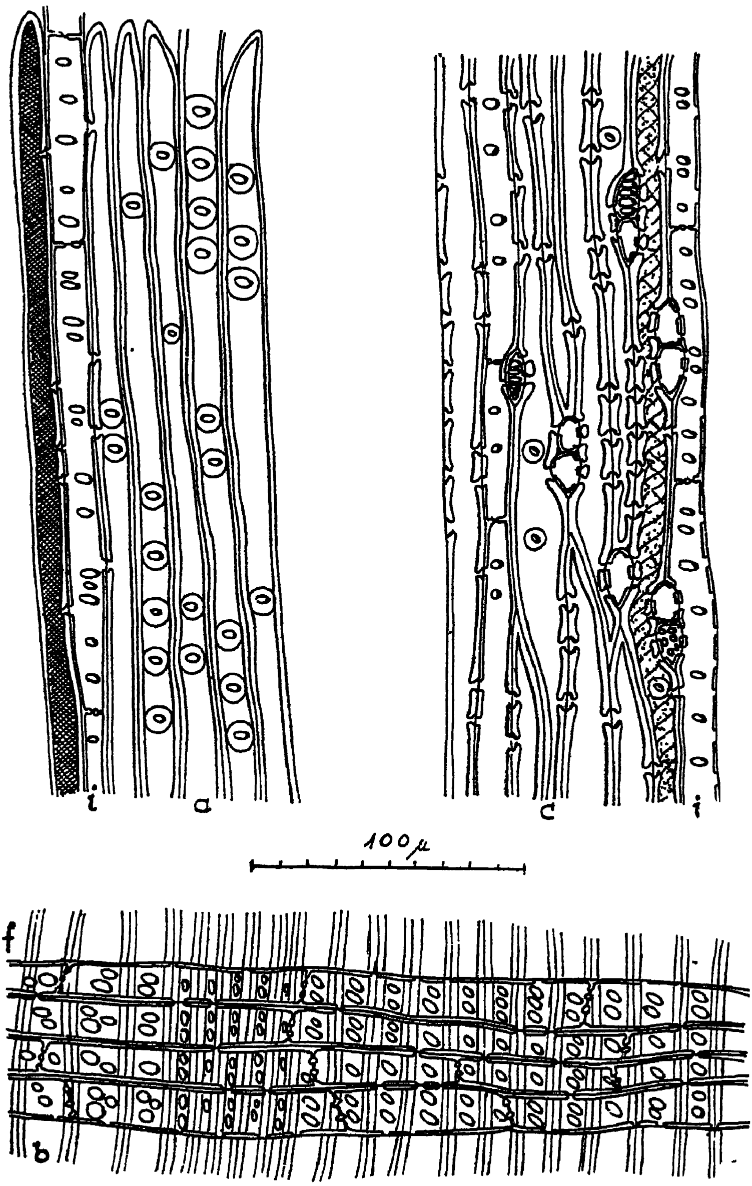


*Phot 123*
Radialschnitt (183×)

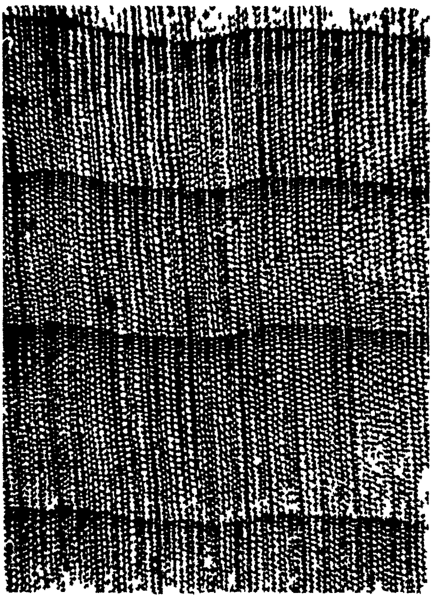


*Phot 124*
Tangentialschnitt (103×)

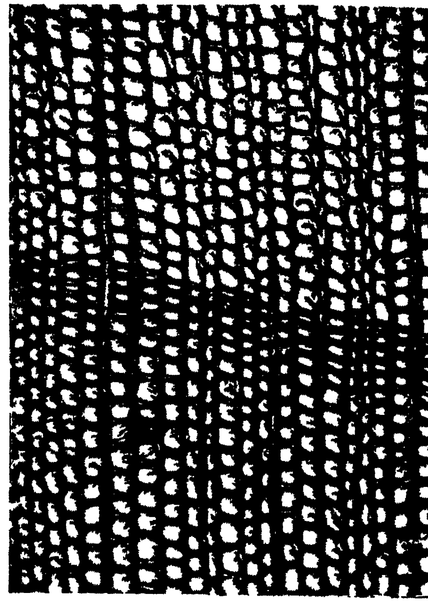
*31* Phrosphaera Hookeriana Archer




*Taf. 31.*
Pherosphaera Hookeriana Archer



*Phot 125*
Querschnitt (27×)



*Phot 126*
Querschnitt (27×)

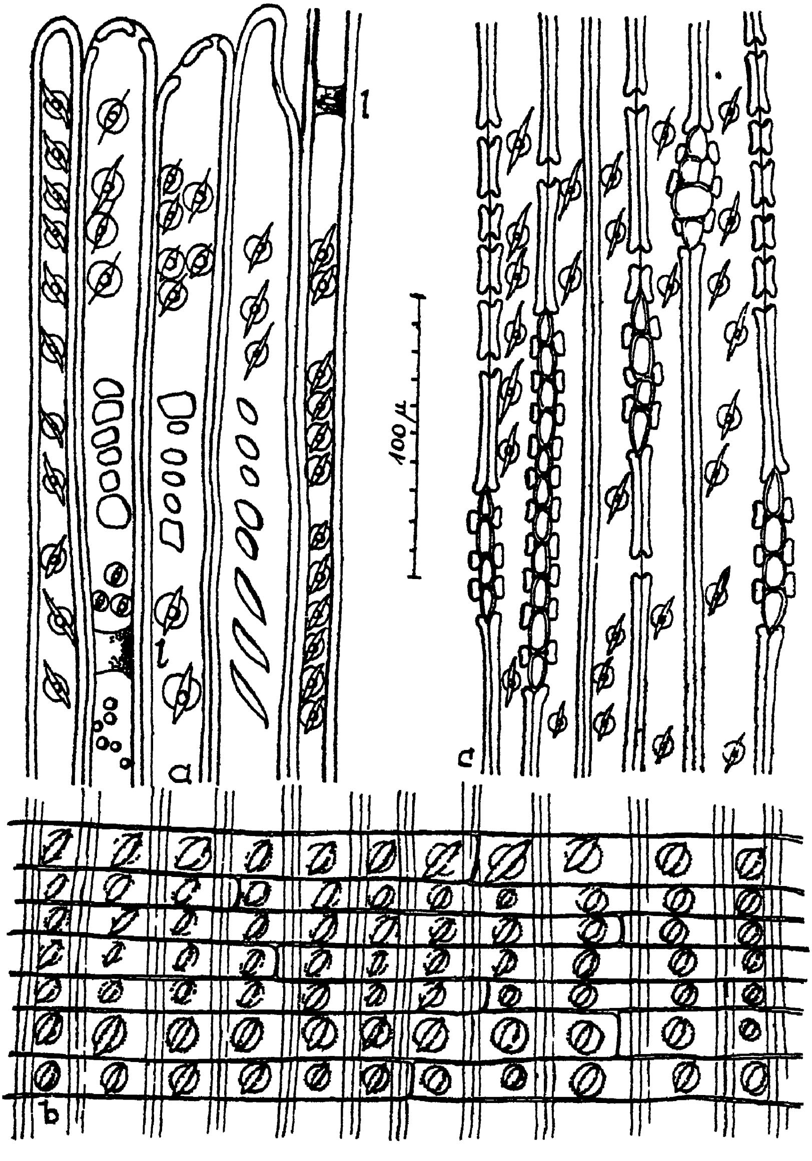


*Phot 127*
Radialschnitt (300×)

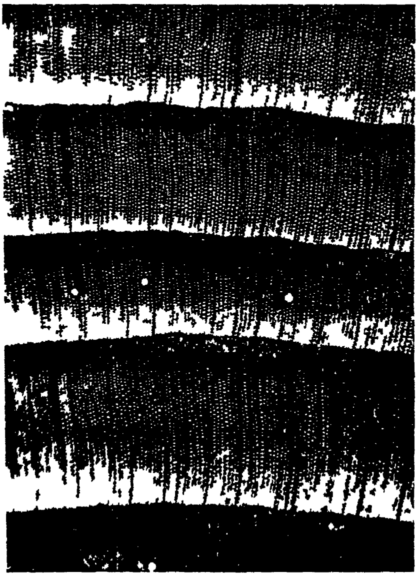


*Phot 128*
Tangentialschnitt (103×)

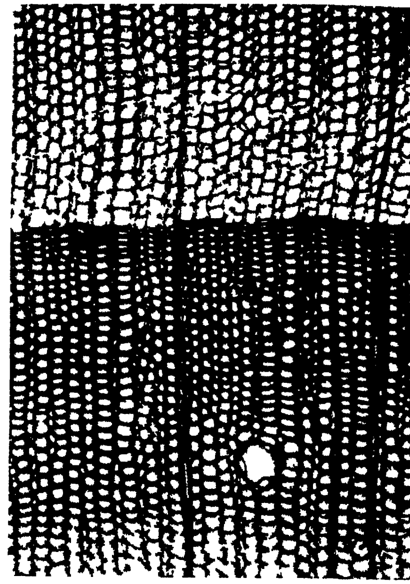
32 Phyllocladus trichomanoides D. Don.



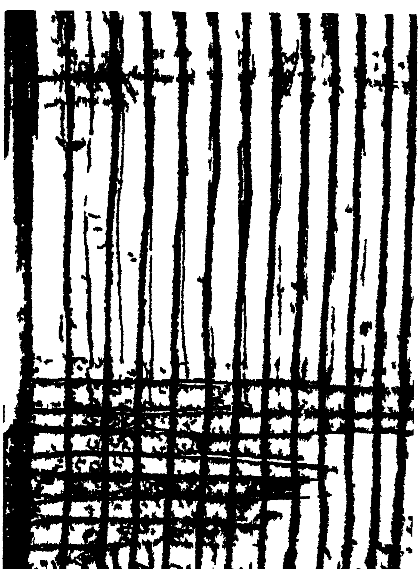

*Taf. 32.*
**Phyllocladus trichomanoides D Don.**



*Phot 129*
Querschnitt (103 )



*Phot 130*
Querschnitt (27 )

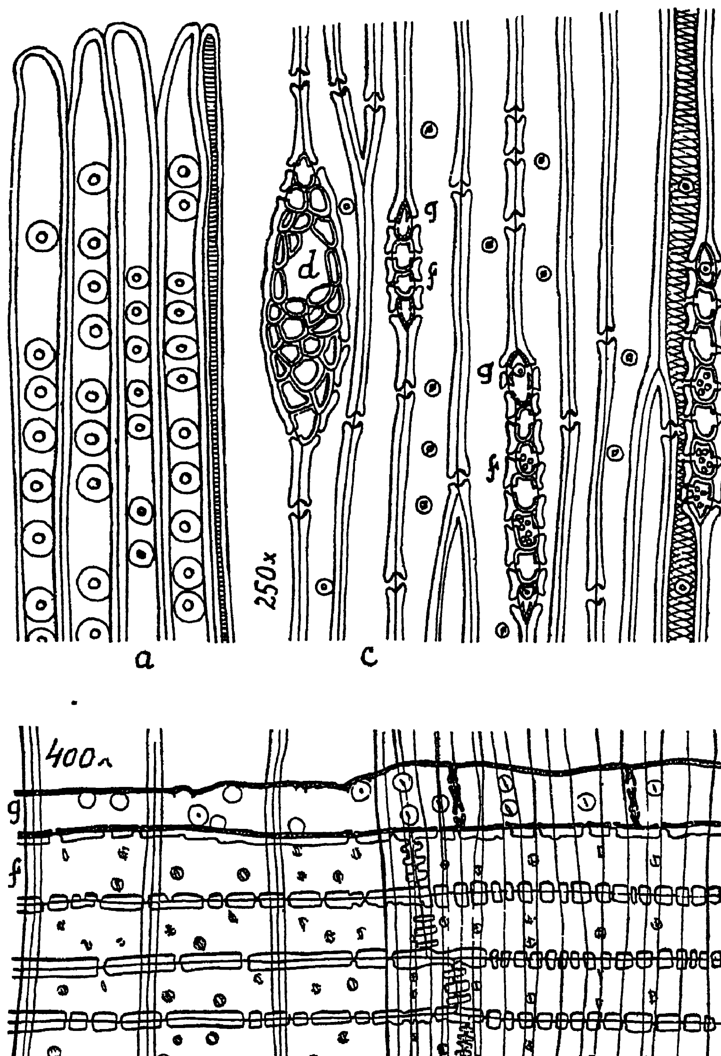


*Phot 131*
Radialschnitt (183×)

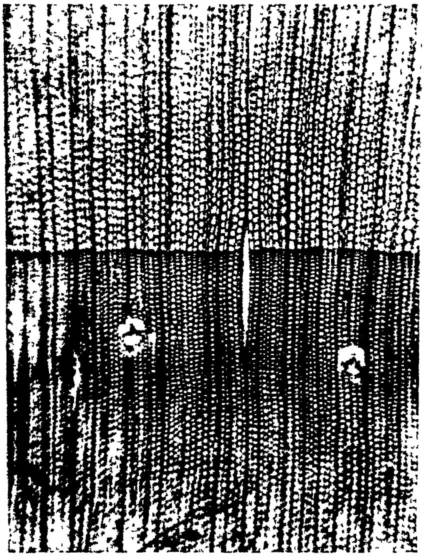


*Phot 132*
Tangentialschnitt (103×)

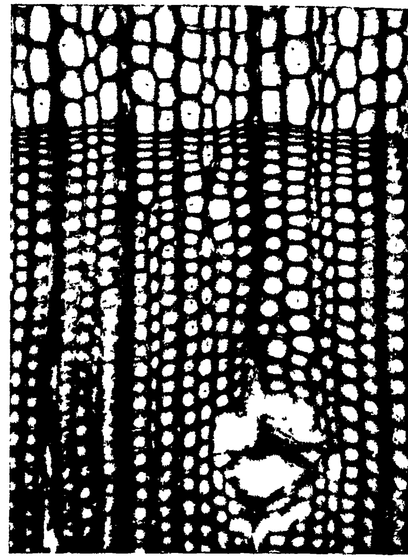
33 Picea excelsa Link



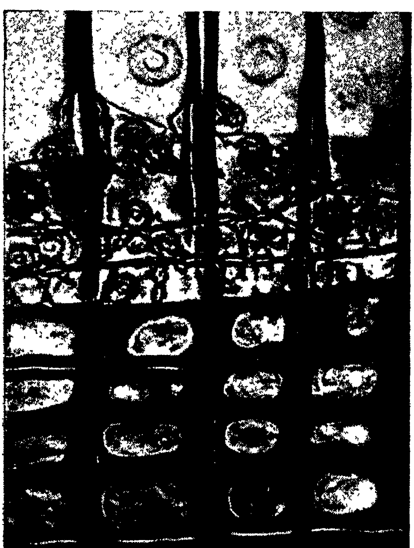

*Tafel 33.*
Picea excelsa Link.



*Phot. 133.*
Querschnitt (27×)



*Phot. 134.*
Querschnitt (103×)

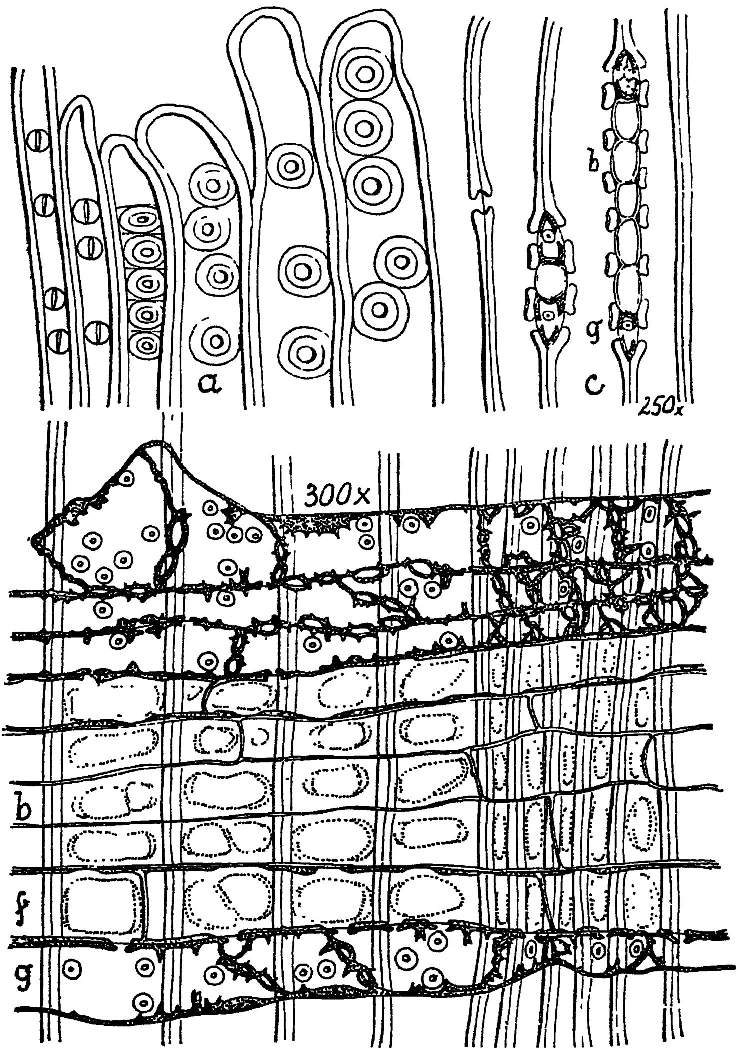


*Phot. 135.*
Radialschnitt (300×)

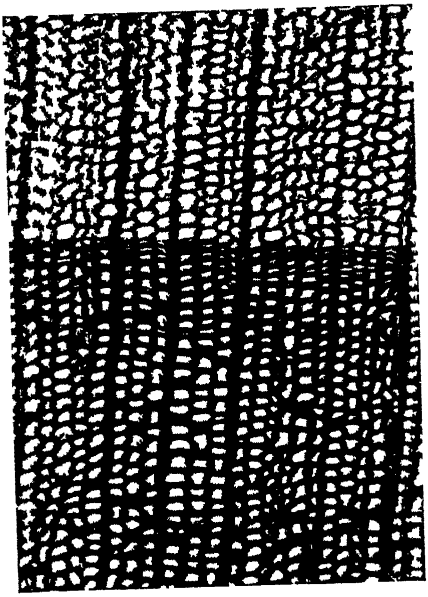


*Phot. 136.*
Tangentialschnitt (103×)

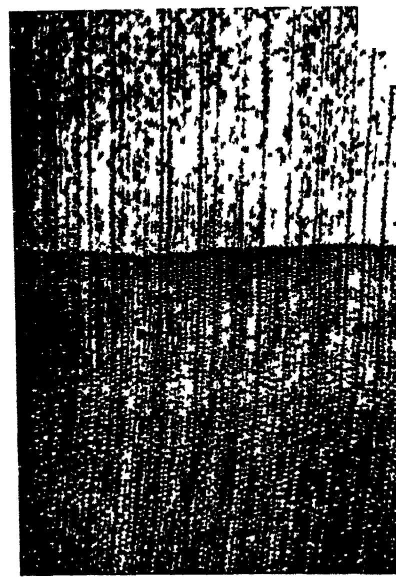
*34.* Pinus silvestris L.



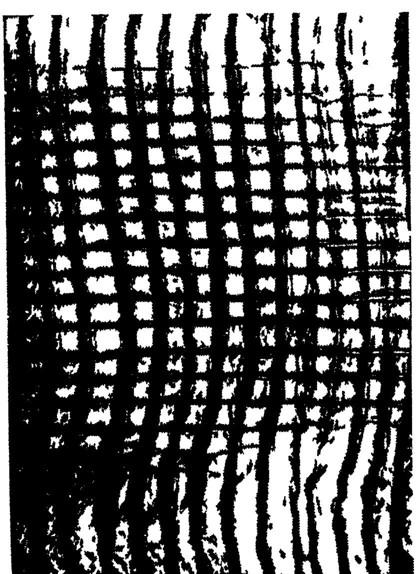

*Taf. 34.*
Pinus silvestris L.



*Phot 137*
Querschnitt (27×)



*Phot 138*
Querschnitt (103×)

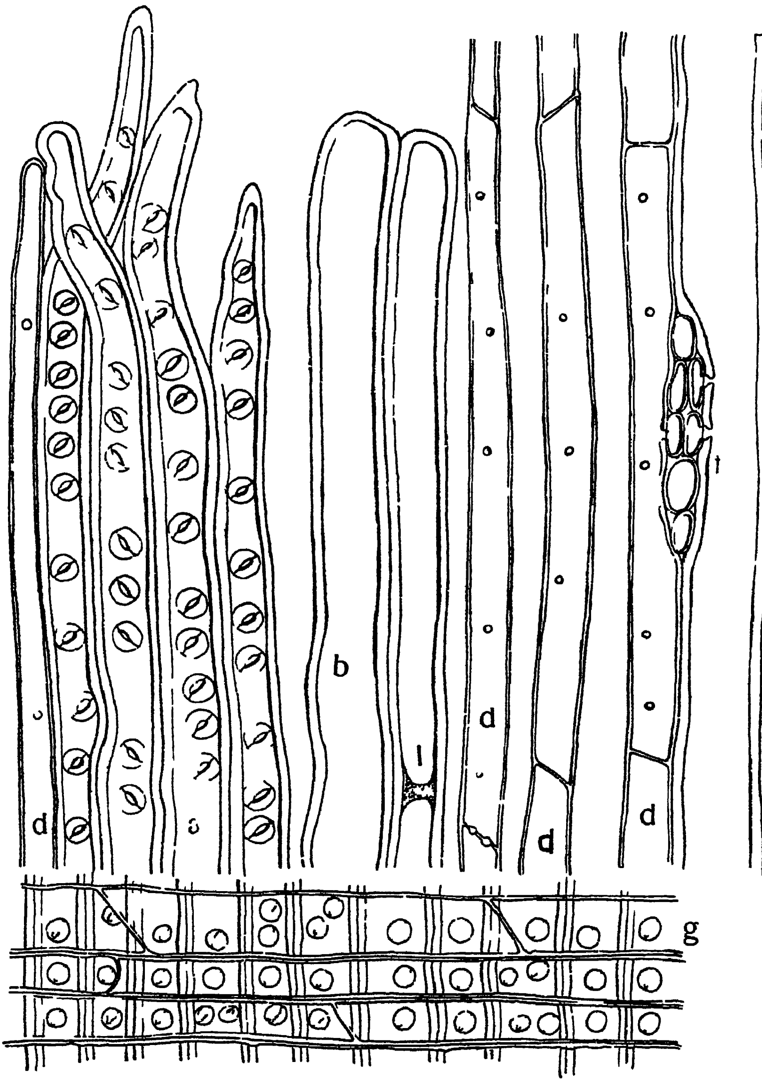


*Phot. 139*
Radialschnitt (183×)



*Phot 140*
Tangentialschnitt (103×)

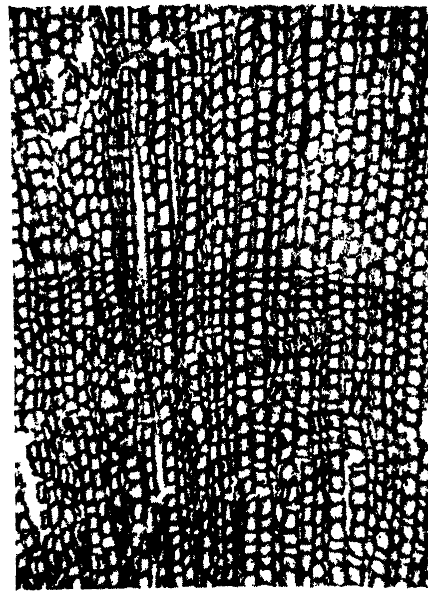
*35.* Podocarpus macrophyllus




*Taf 35.*
**Podocarpus macrophyllus**



*Phot. 141.*
Querschnitt (27×)



*Phot. 142.*
Querschnitt (103×)

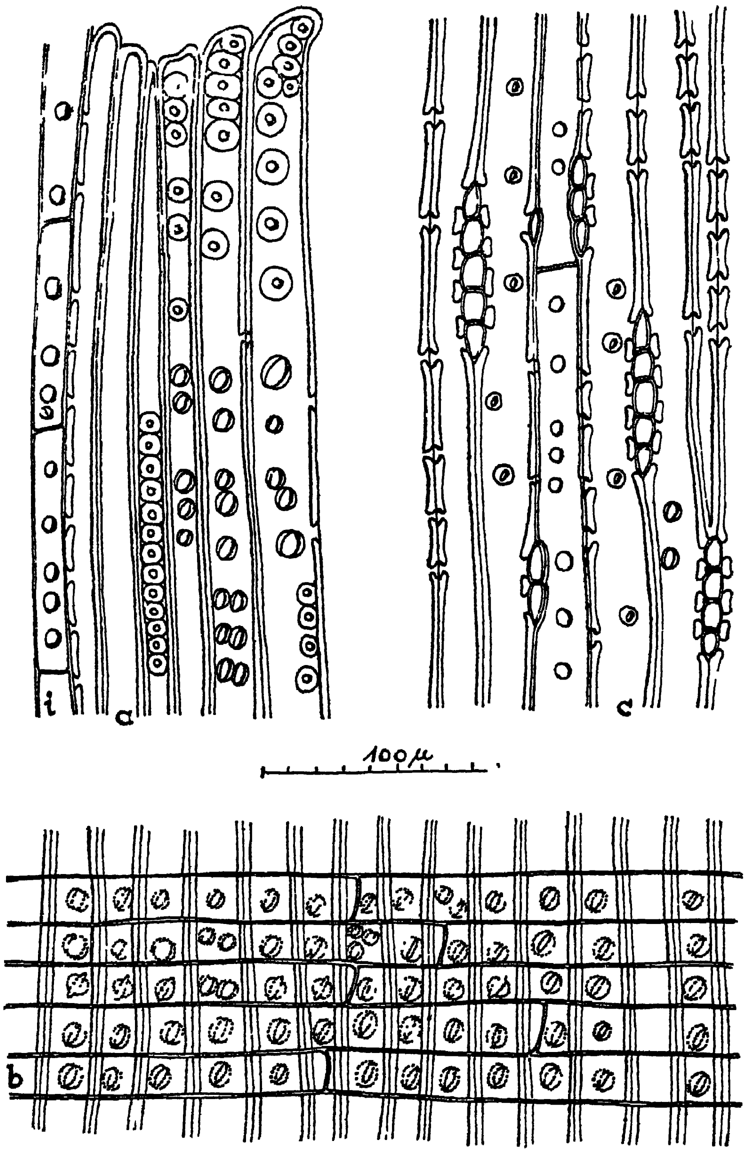


*Phot. 143.*
Radialschnitt (183×)

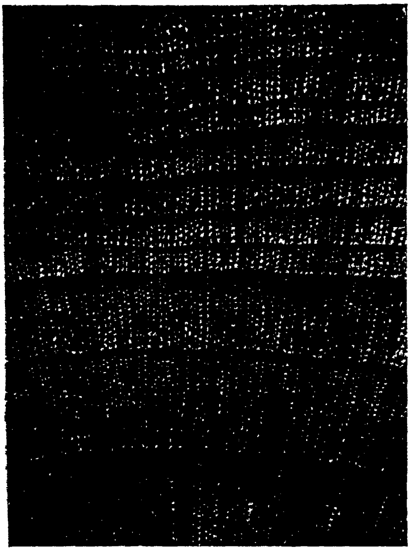


*Phot. 144.*
Tangentialschnitt (103×)

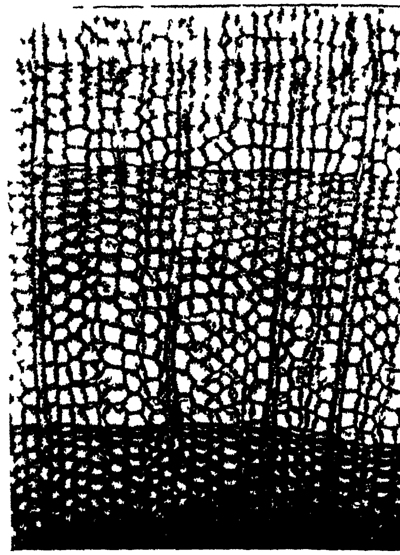
*36.* Prumnopitys elegans Philippi



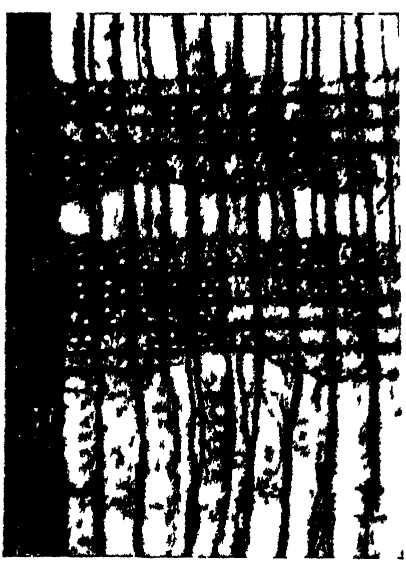

*Taf. 36.*
Prumnopitys elegans Philippi



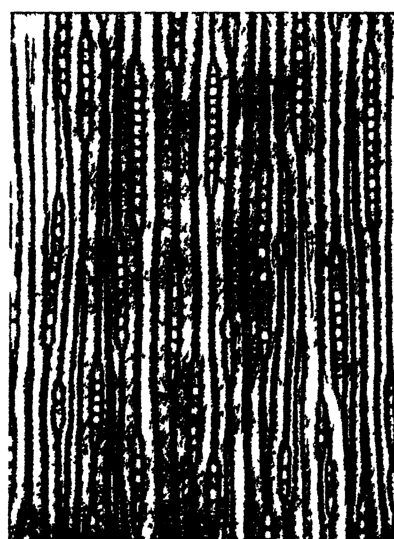
*Phot 145*
Querschnitt (27 ×)



*Phot 146*
Querschnitt (103 ×)

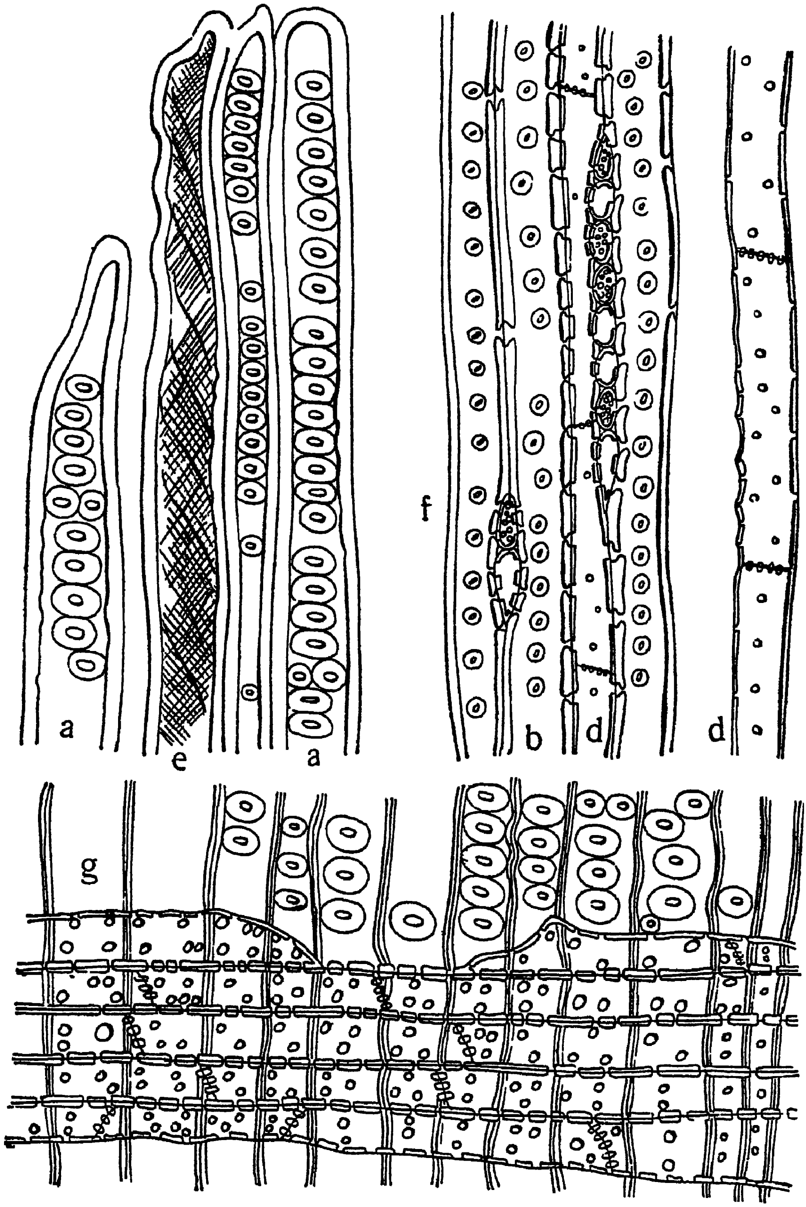


*Phot 147*
Radialschnitt (183 ×)

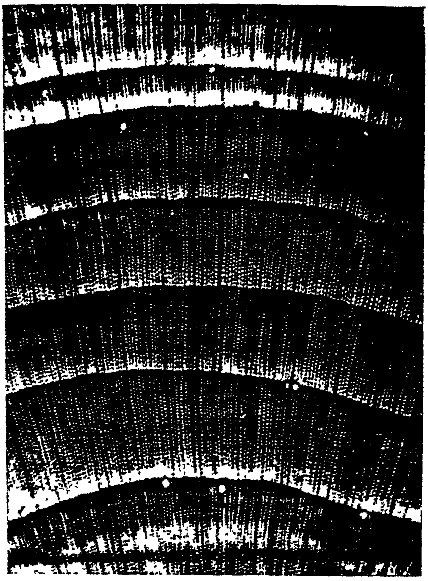


*Phot 148*
Tangentialschnitt (103 ×)

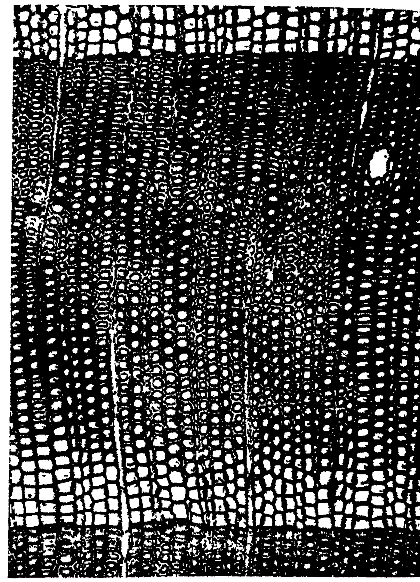
37. Pseudolarix Fortunei Mayr.



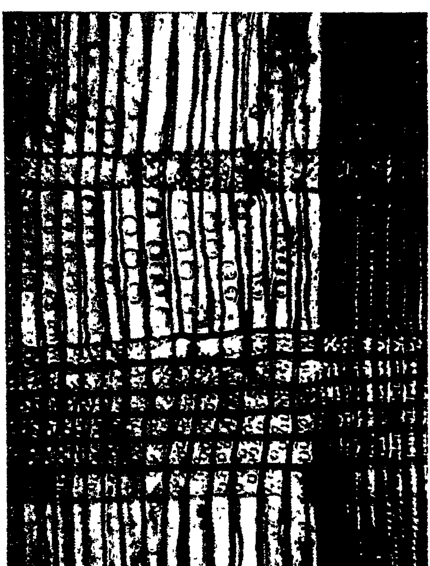

*Taf. 37.*
Pseudolarix Fortunei Mayr



*Phot. 149.*
Querschnitt (27×)



*Phot. 150.*
Querschnitt (103×)

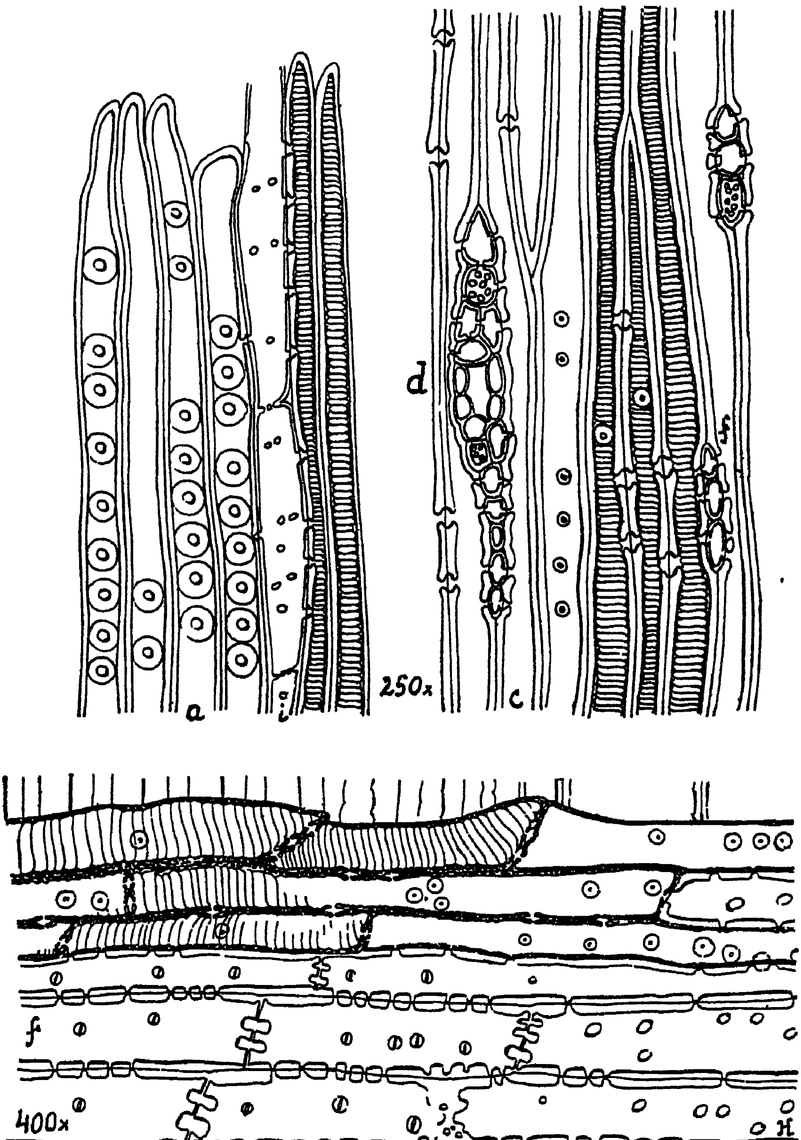


*Phot. 151.*
Radialschnitt (183×)

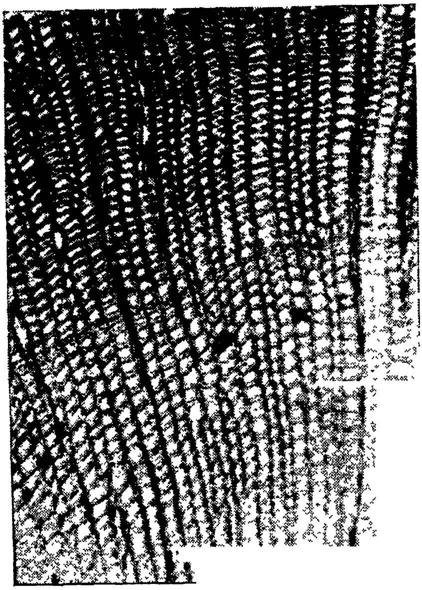


*Phot. 152.*
Tangentialschnitt (103×)

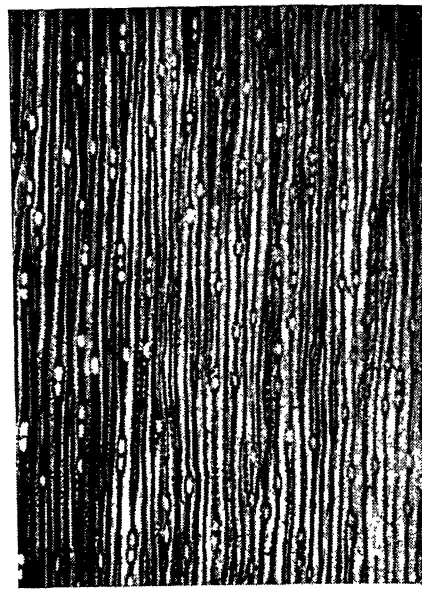
*38.* Pseudotsuga Douglasii Carr.




*Taf. 38.*
Pseudotsuga Douglasii Carr.



*Phot. 153.*
Querschnitt (103 ×)



*Phot. 154.*
Tangentialschnitt (103 ×)

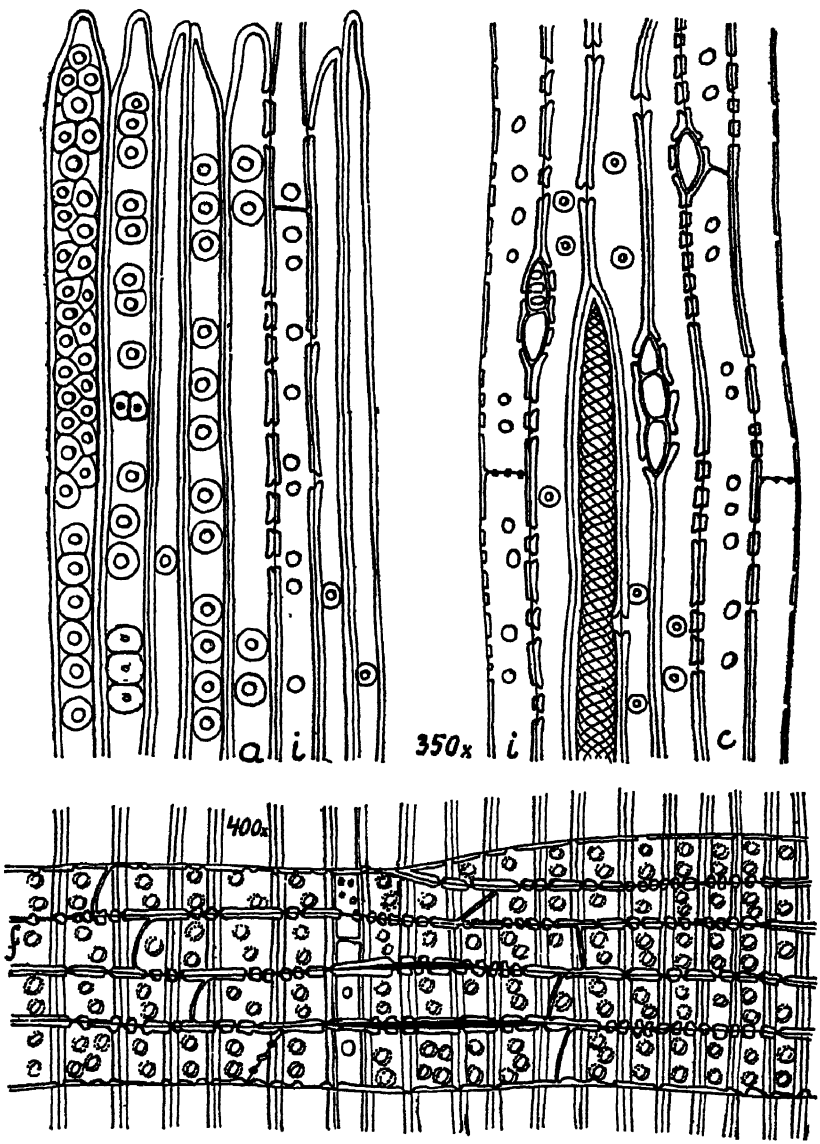


*Phot. 155.*
Radialschnitt (300 ×)

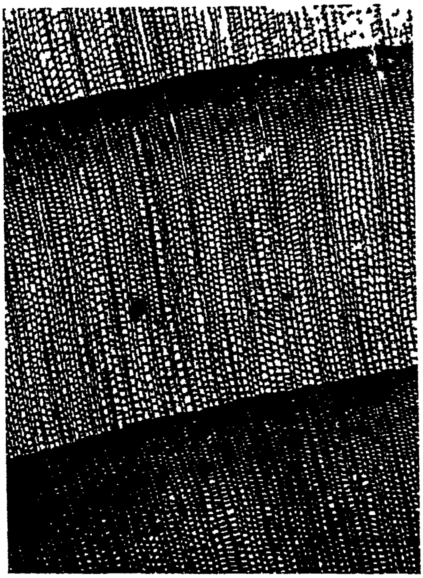


*Phot. 156.*
Tangentialschnitt (500 ×)

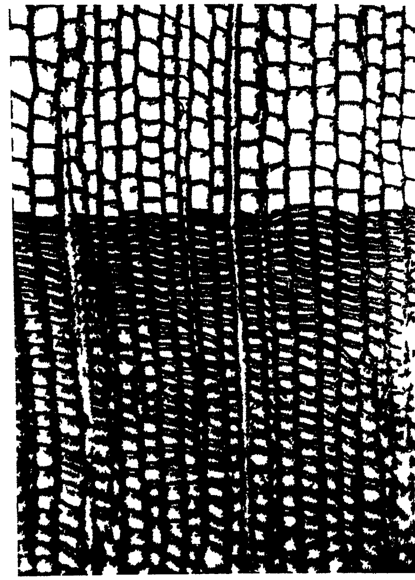
*39.* Saxegothea conspicua Lindl



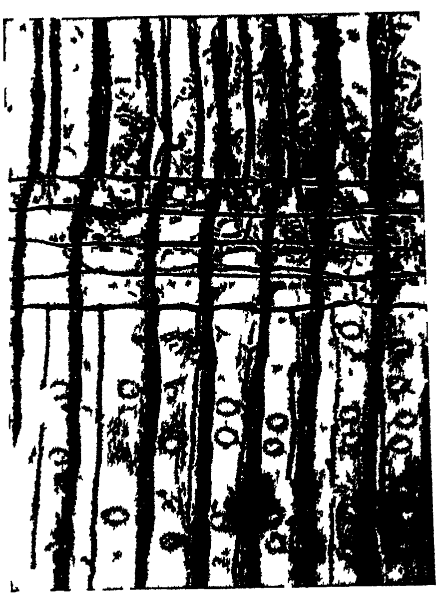

*Taf. 39.*
Saxegothea conspicua Lindl



*Phot 157*
Querschnitt (27 ×)



*Phot 158*
Querschnitt (103 ×)

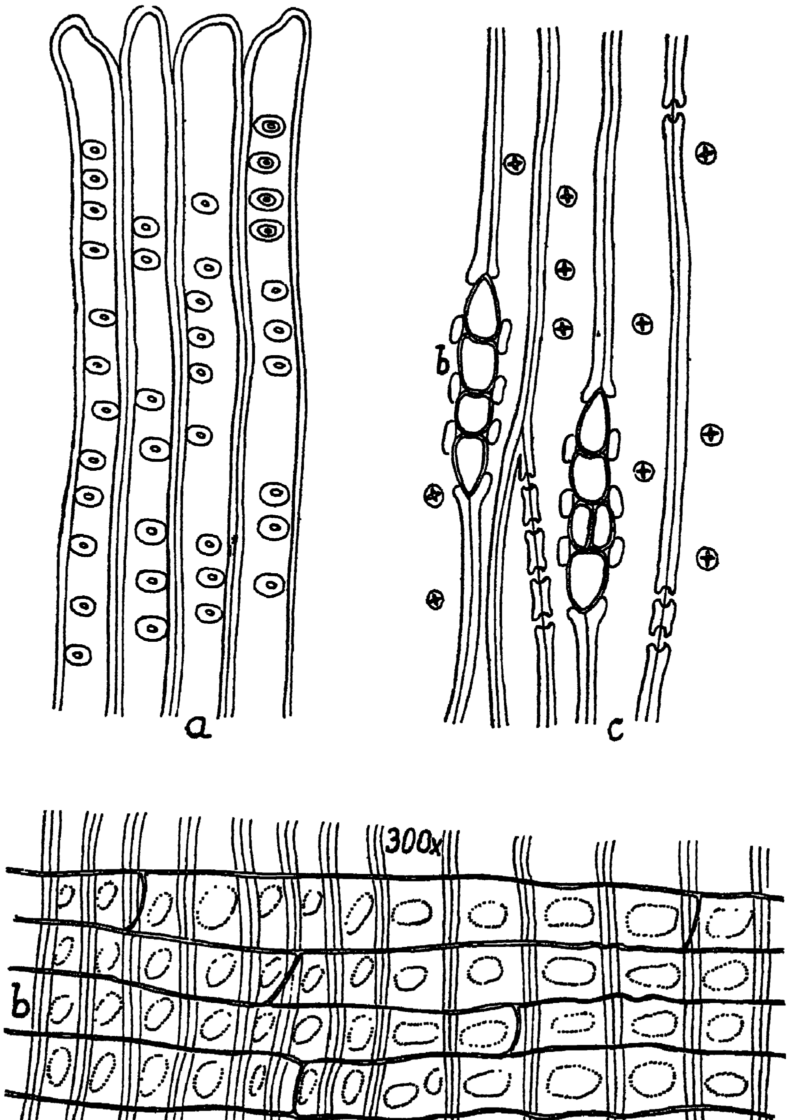


*Phot 159*
Radialschnitt (183 ×)

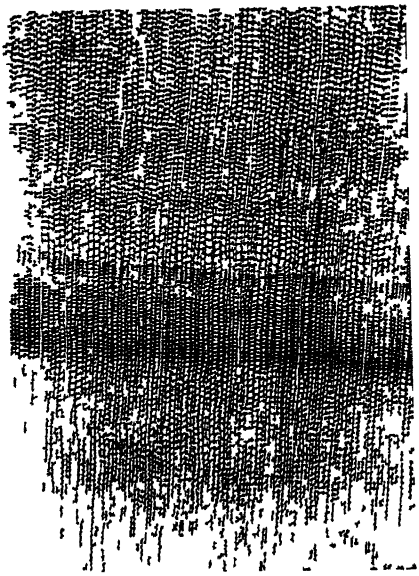


*Phot 160*
Tangentialschnitt (103 ×)

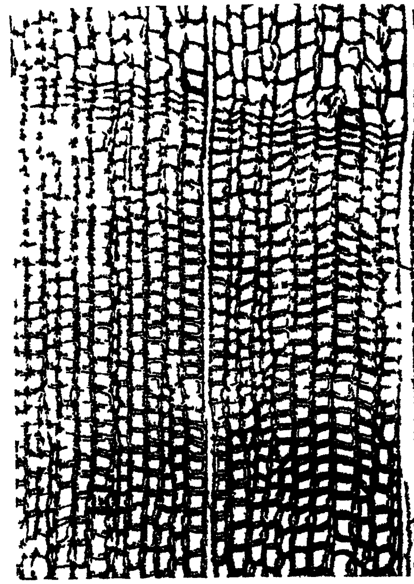
*40.* Sciadopitys verticillata S et Z



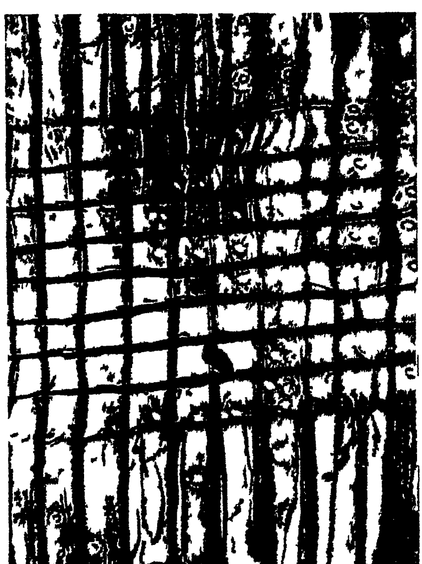

*Taf. 40.*
Sciadopitys verticillata S. et Z.



*Phot 161*
Querschnitt (27 ×)



*Phot 162*
Querschnitt (103 ×)

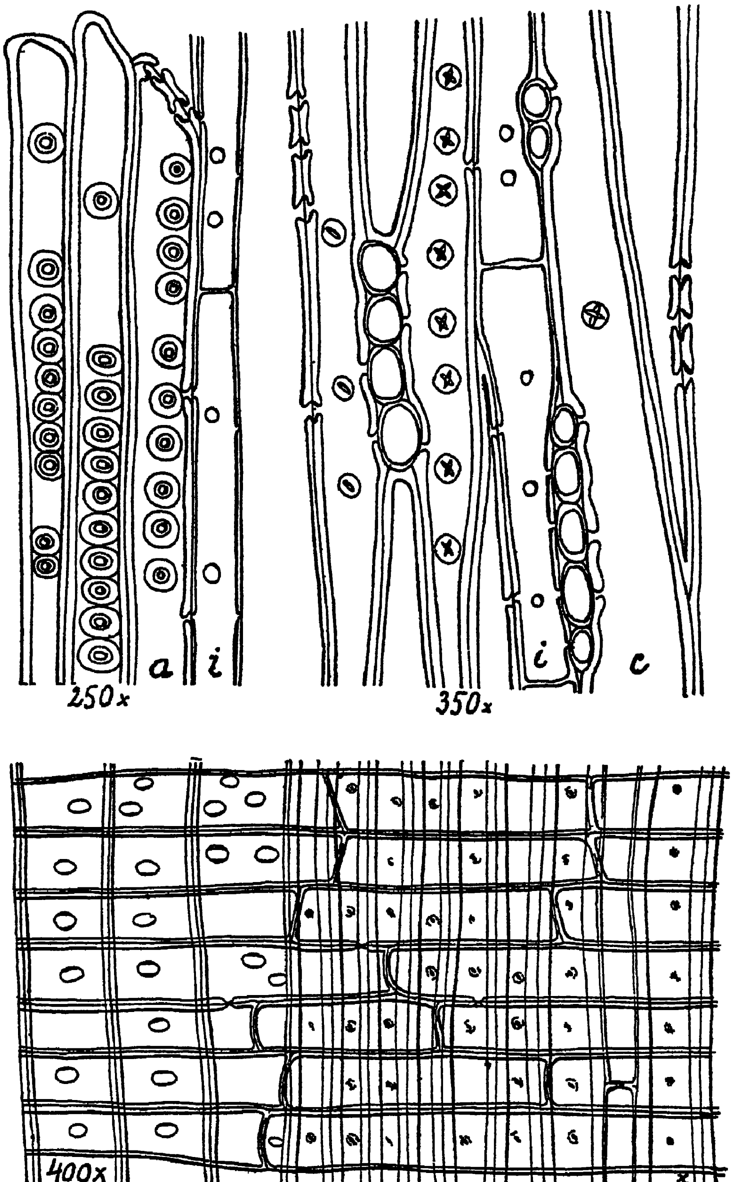


*Phot 163*
Radialschnitt (183 ×)

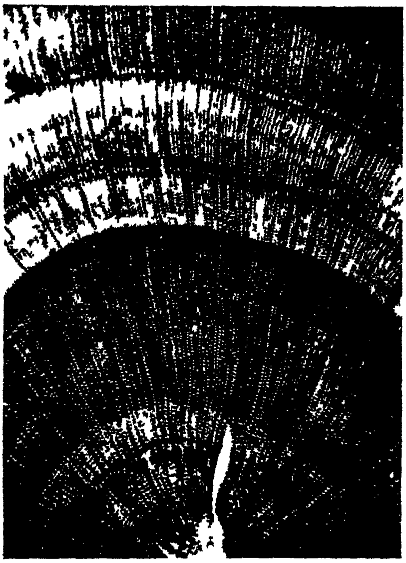


*Phot 164*
Tangentialschnitt (103 ×)

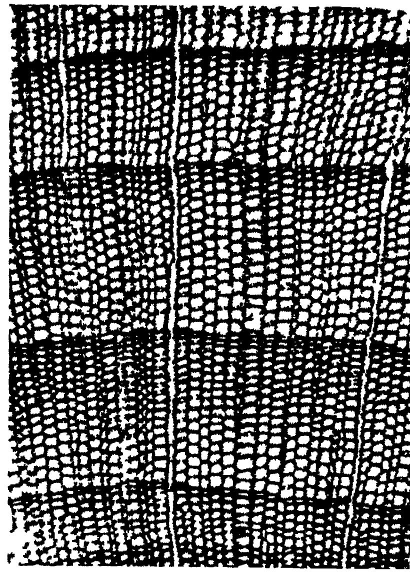
*41* Sequoia gigantea Torr



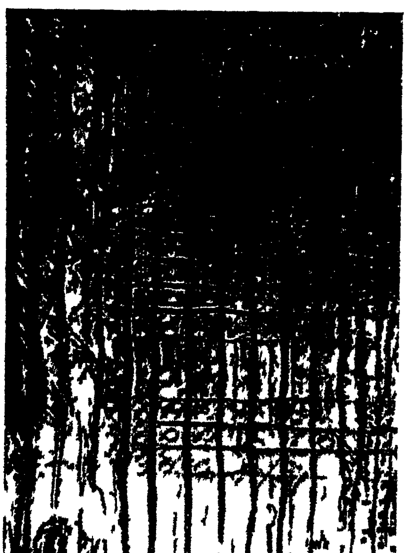

*Taf. 41.*
Sequoia gigantea Torr.



*Phot 165*
Querschnitt (27×)



*Phot 166*
Querschnitt (103 )

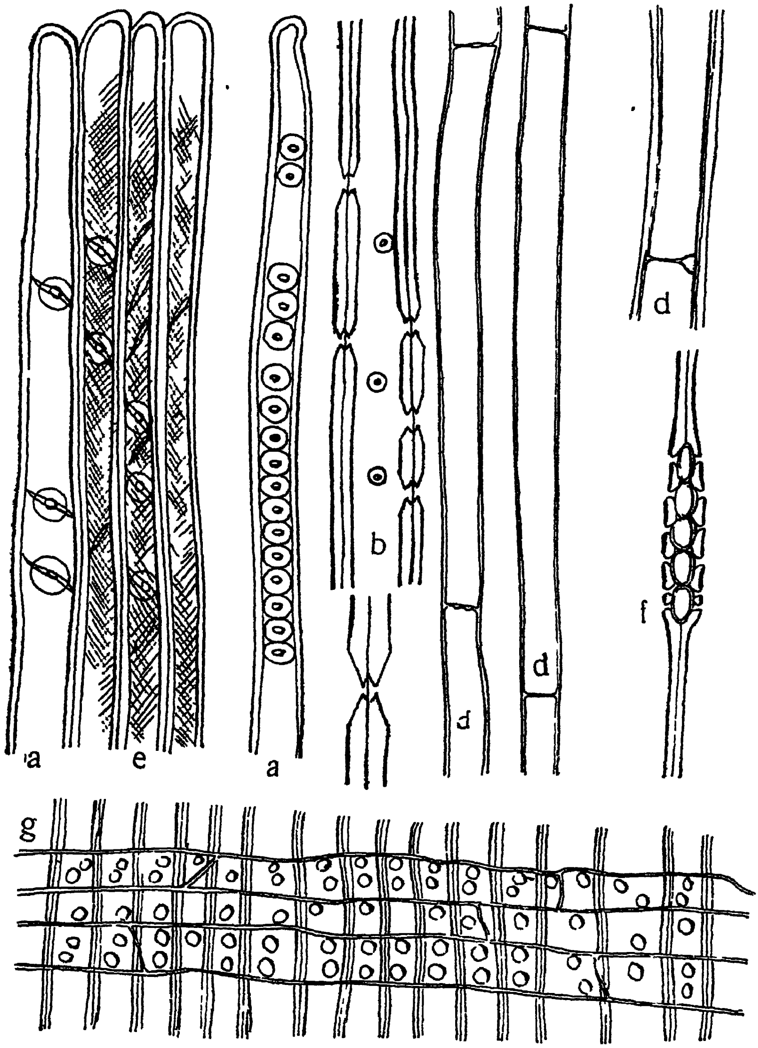


*Phot 167*
Radialschnitt (183× )

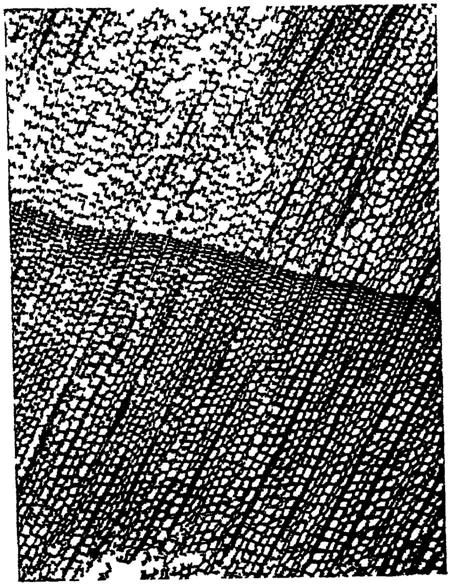


*Phot 168*
Tangentialschnitt (103×)

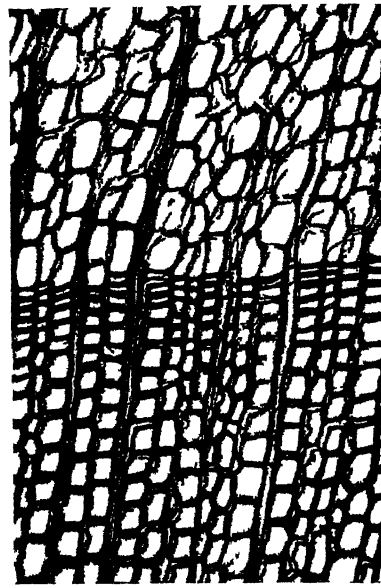
42 Taiwania cryptomerioides Hayata




*Taf. 42.*
Taiwania cryptomerioides Hayata



*Phot 169*
Querschnitt (27 ×)



*Phot 170*
Querschnitt (103 ×)

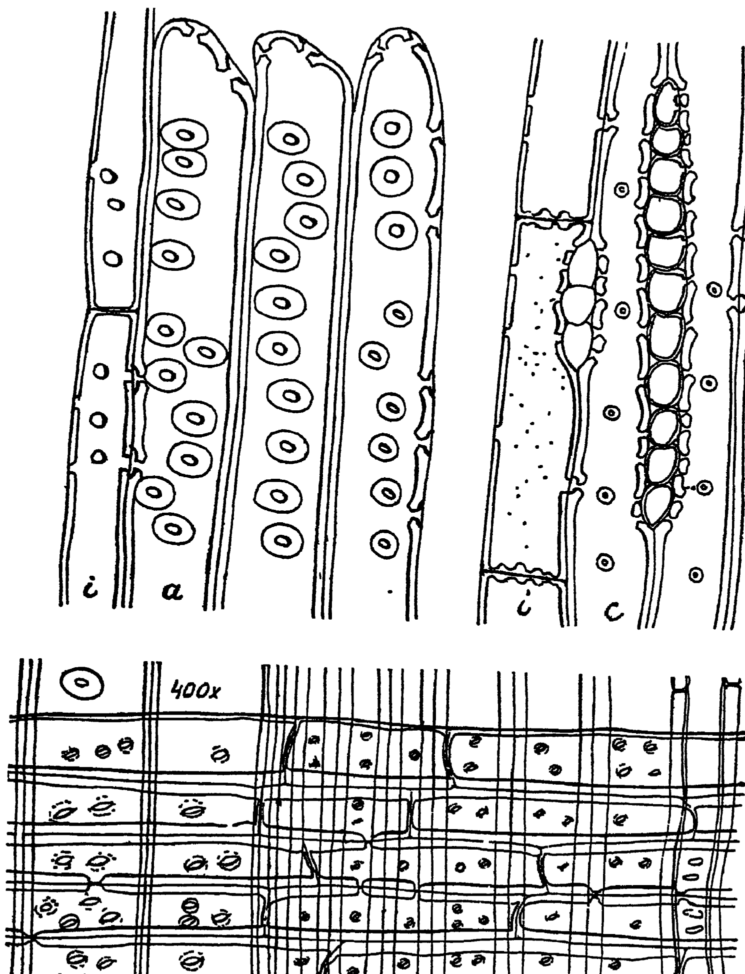


*Phot 171*
Radialschnitt (183 ×)

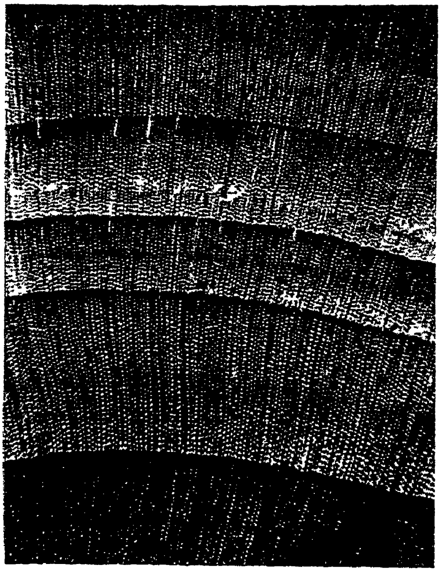


*Phot 172*
Tangentialschnitt (103 ×)

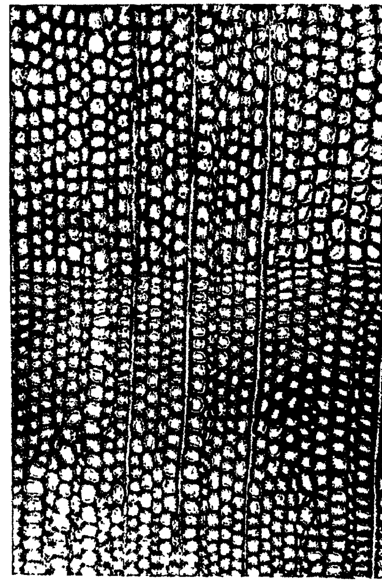
*43.* **Taxodium distichum Rich.**




*Taf. 43.*
**Taxodium distichum Rich.**



*Phot. 173.*
Querschnitt (27×)



*Phot. 174.*
Querschnitt (103×)

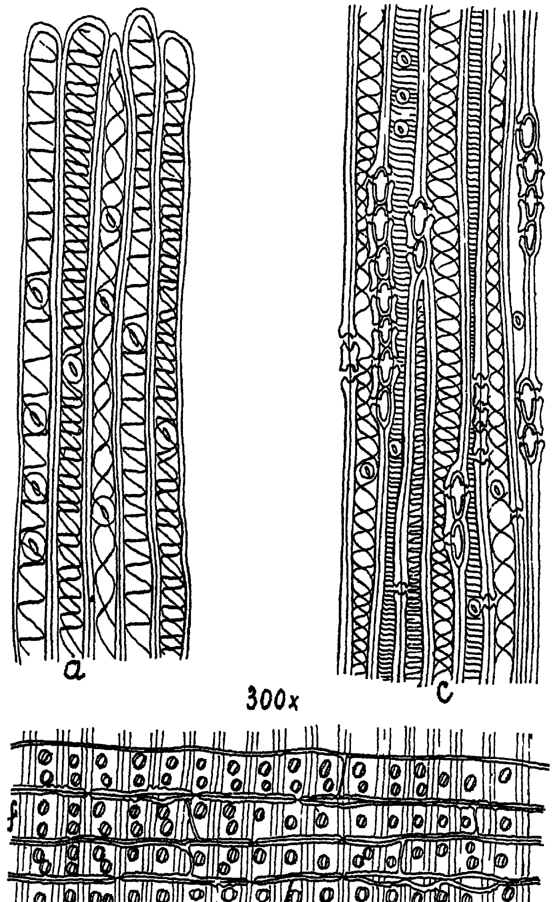


*Phot. 175.*
Radialschnitt (183×)

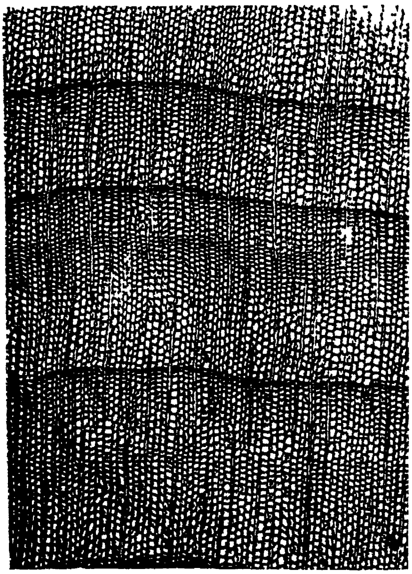


*Phot. 176.*
Tangentialschnitt (103×)

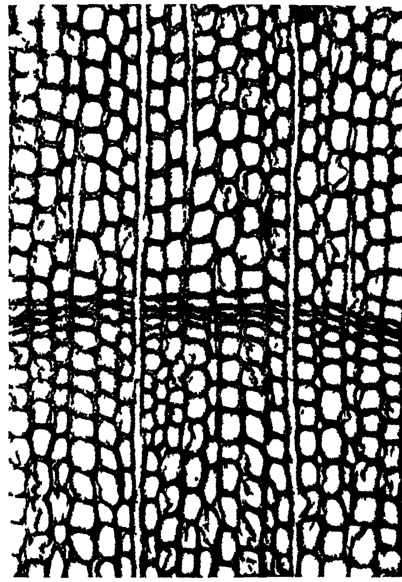
*44.* Taxus baccata L.




*Taf. 44.*
Taxus baccata L.



*Phot. 177.*
Querschnitt (27×)



*Phot 178*
Querschnitt (103×)

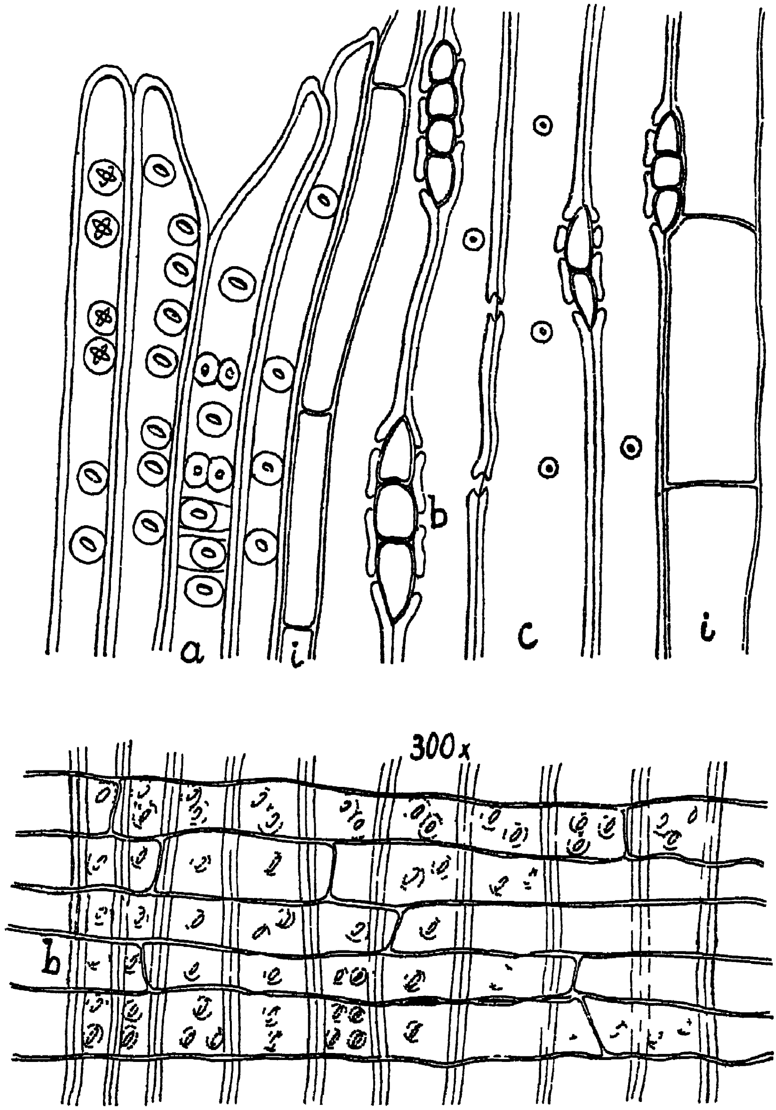


*Phot. 179.*
Radialschnitt (183×)

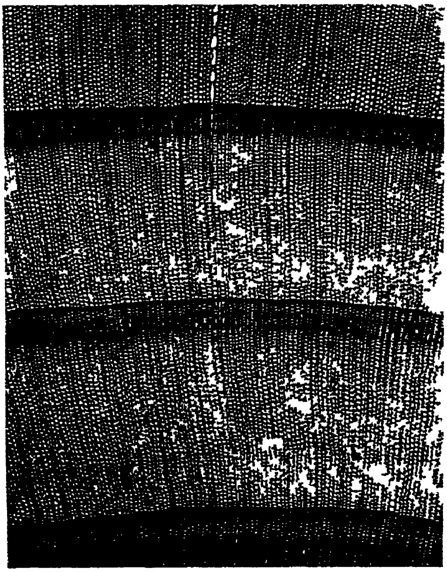


*Phot 180*
Tangentialschnitt (103×)

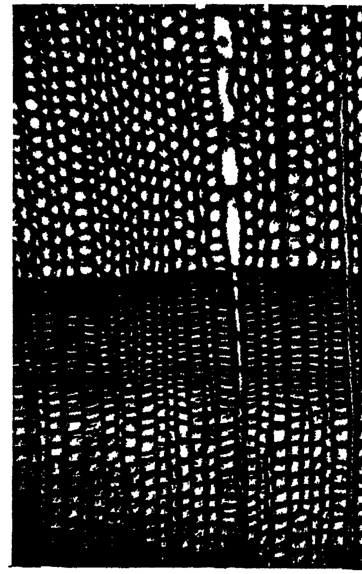
45. Tetraclinis articulata Mast.




*Taf. 45.*
Tetraclinis articulata Mast.



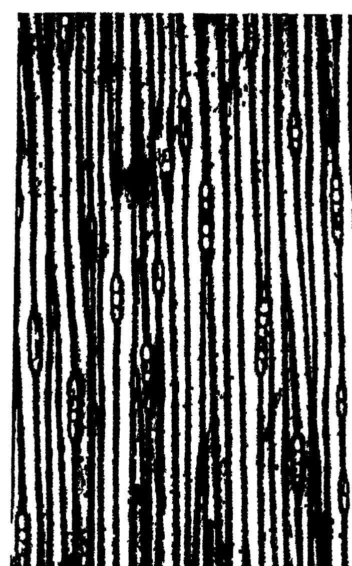
*Phot 181*
Querschnitt (27 ×)



*Phot 182*
Querschnitt (103 ×)

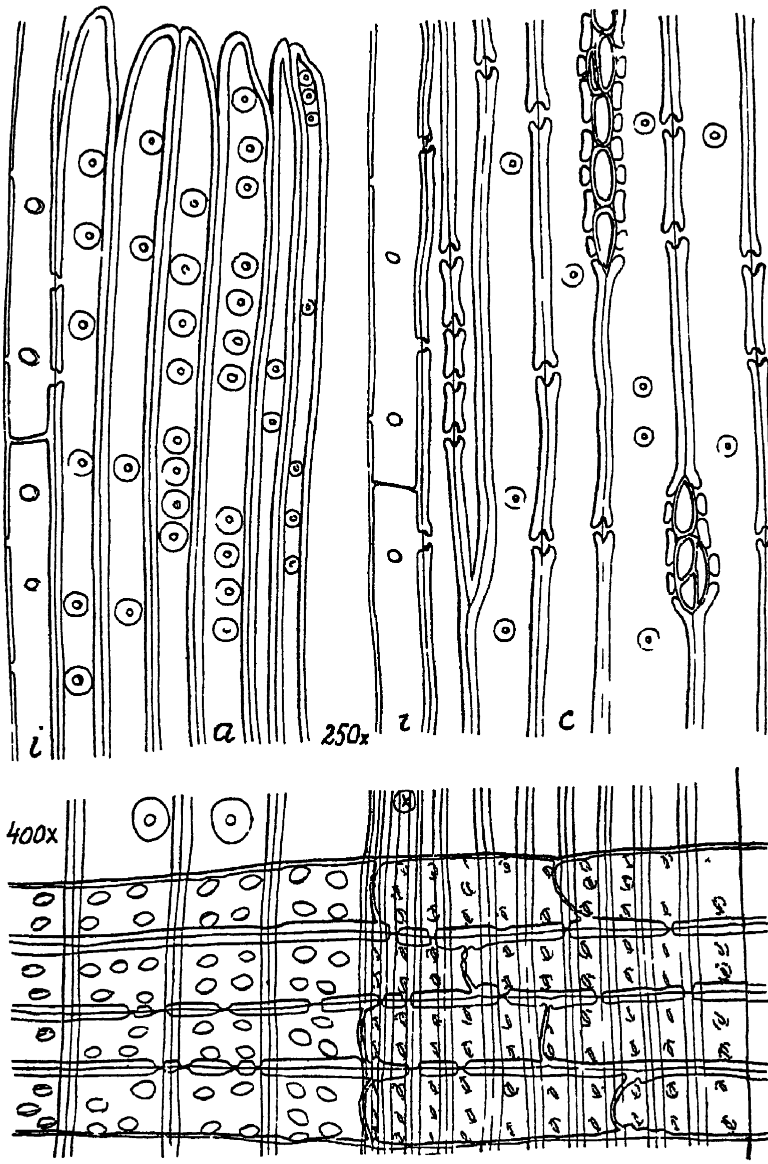


*Phot 183*
Radialschnitt (183 ×)

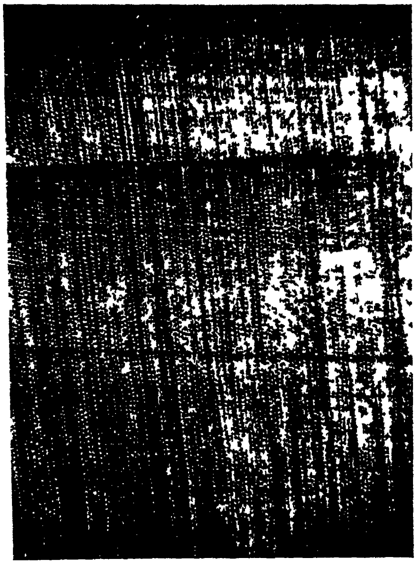


*Phot 184.*
Tangentialschnitt (103 ×)

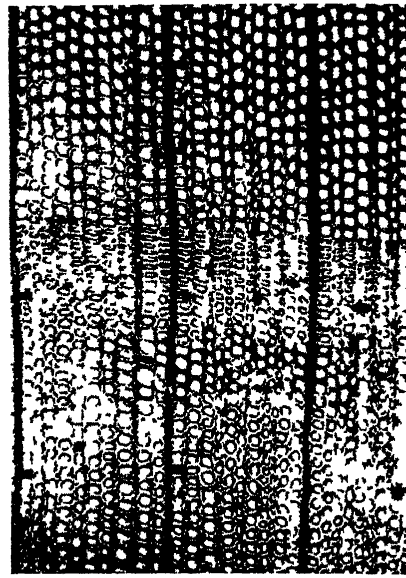
*46.* Thuja occidentalis L.



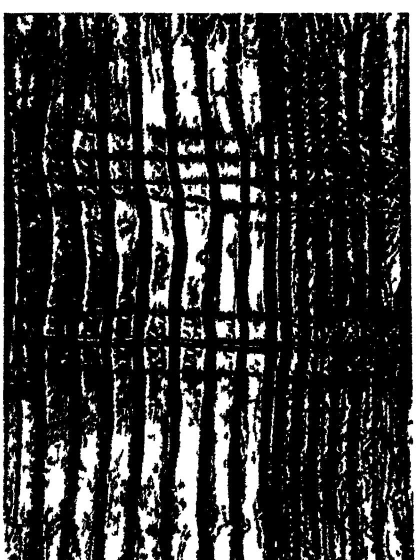

*Taf. 46.*
Thuja occidentalis L.



*Phot 185*
Querschnitt (27×)



*Phot 186*
Querschnitt (103×)

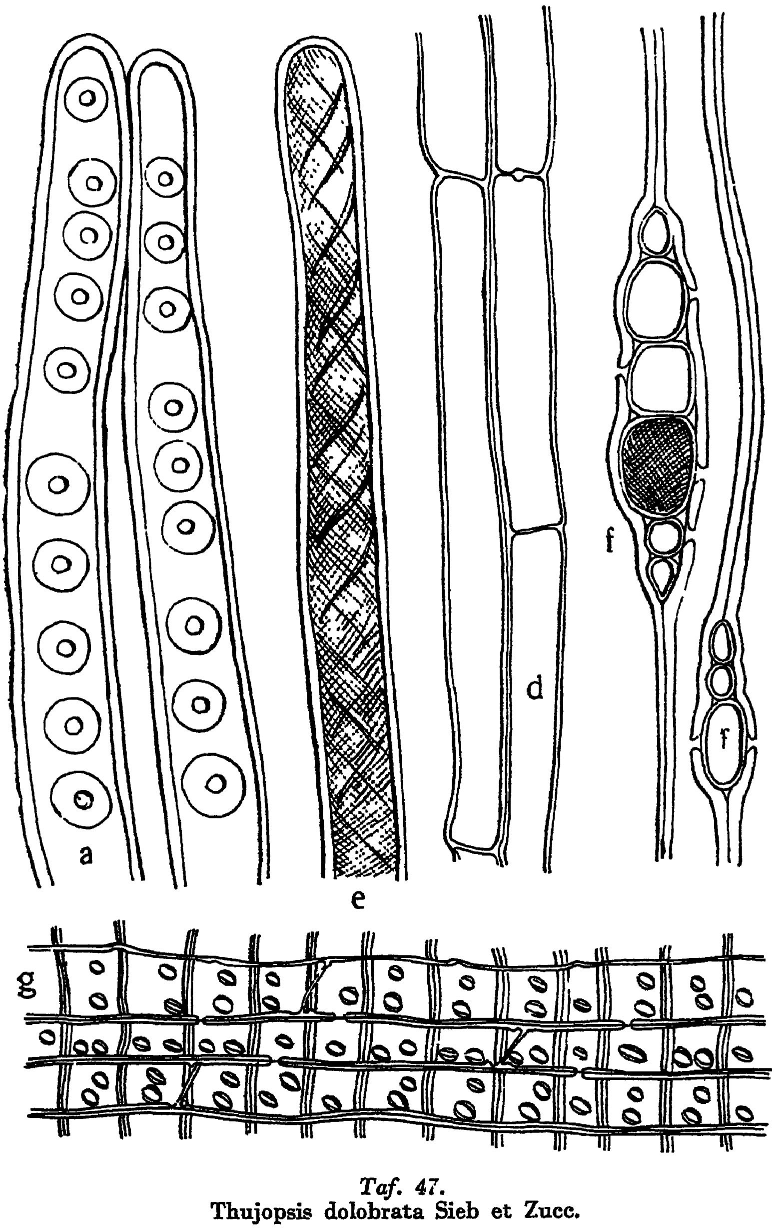


*Phot 187*
Radialschnitt (183×)



*Phot 188.*
Tangentialschnitt (103×)

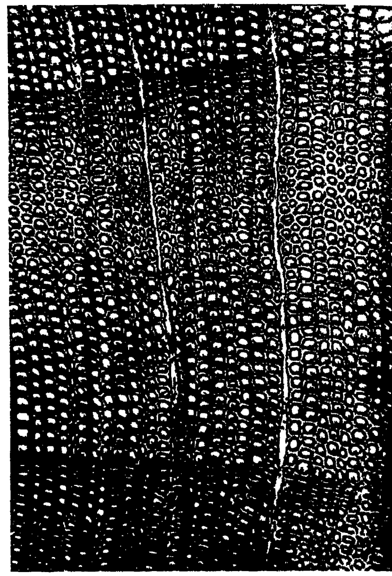
47. Thujopsis dolobrata Sieb et Zucc.




*Taf. 47.*
Thujopsis dolobrata Sieb et Zucc.



*Phot 189.*
Querschnitt (27×)



*Phot. 190*
Querschnitt (103×)

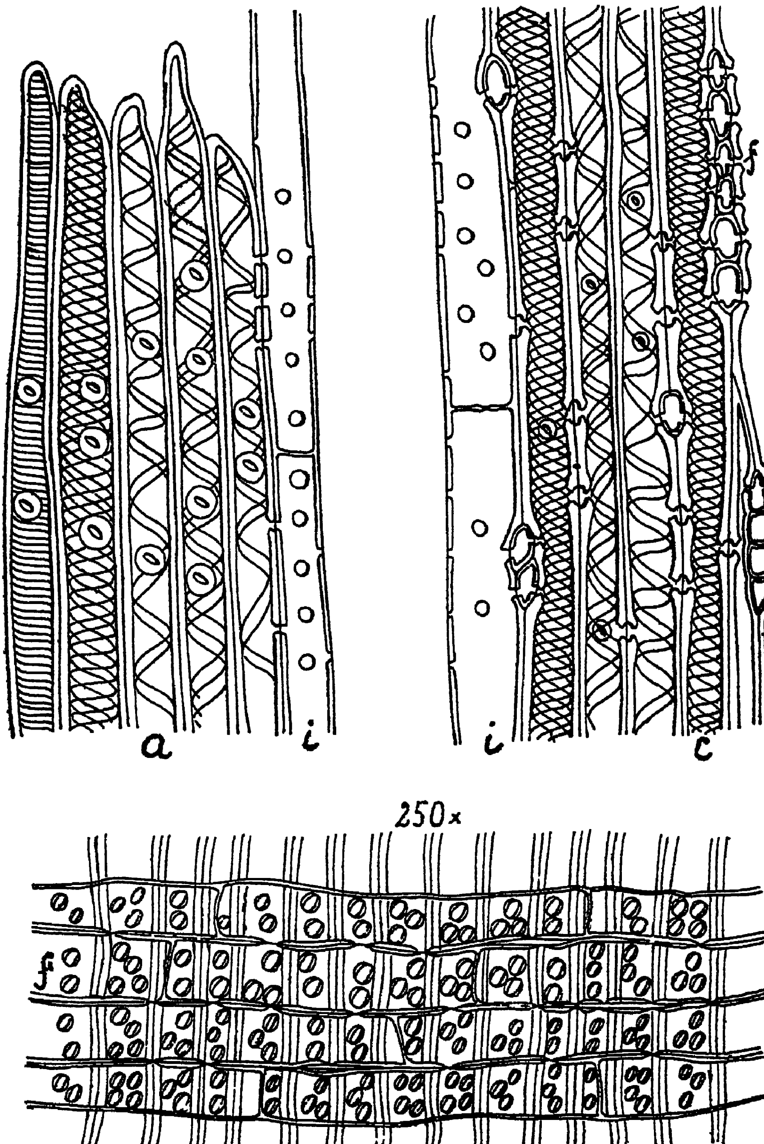


*Phot 191.*
Radialschnitt (300×)

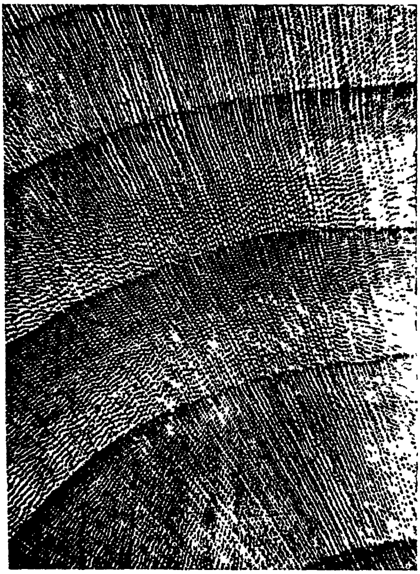


*Phot 192.*
Tangentialschnitt (103×)

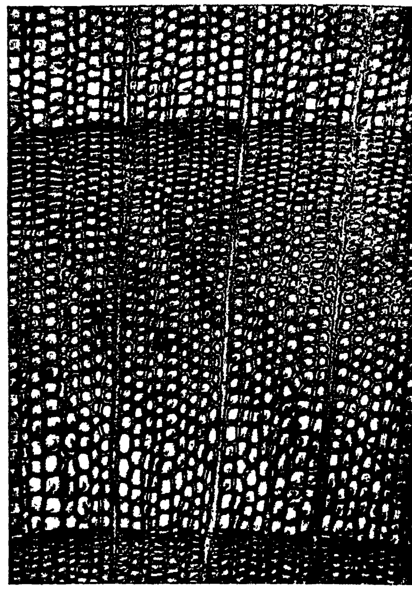
*48.* Torreya californica Torr.



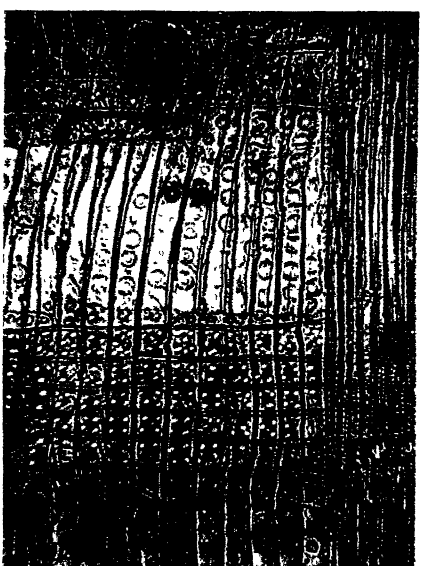

*Taf. 48.*
Torreya californica Torr.



*Phot. 193.*
Querschnitt (27 ×)



*Phot. 194.*
Querschnitt (103 ×)

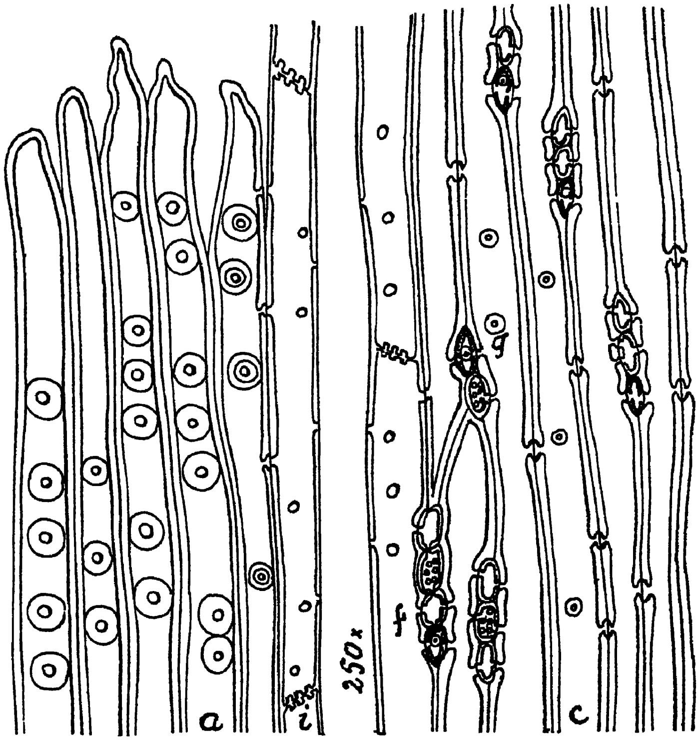


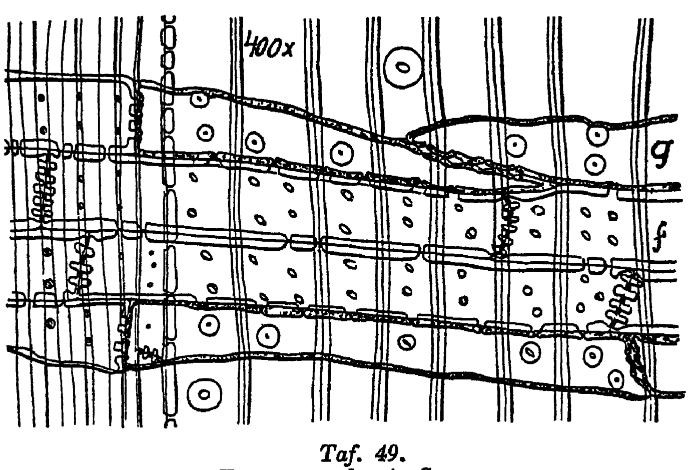
*Phot. 195.*
Radialschnitt (183 ×)



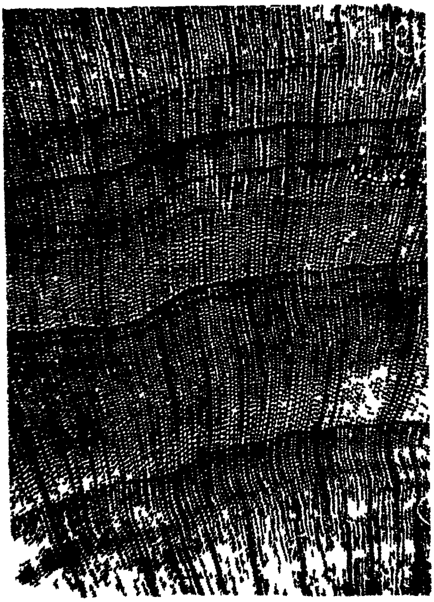
*Phot. 196.*
Tangetnialschnitt (103 ×)

*49.* Tsuga canadensis Carr.

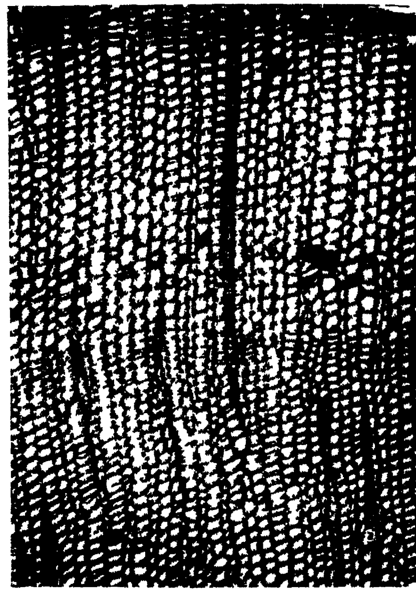


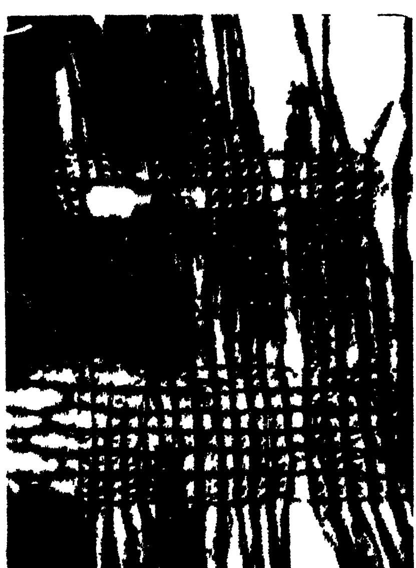

*Taf. 49.*
**Tsuga canadensis Carr.**



*Phot 197.*
Querschnitt (27×)



*Phot. 198.*
Querschnitt (103×)

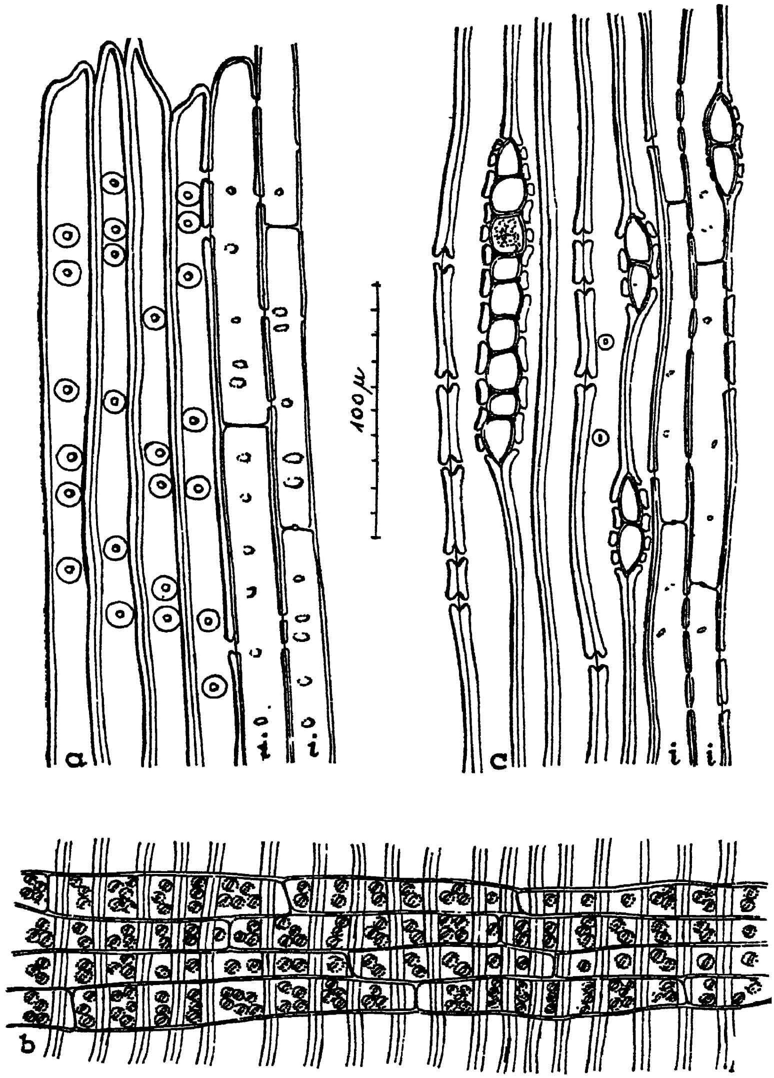


*Phot 199*
Radialschnitt (183×)

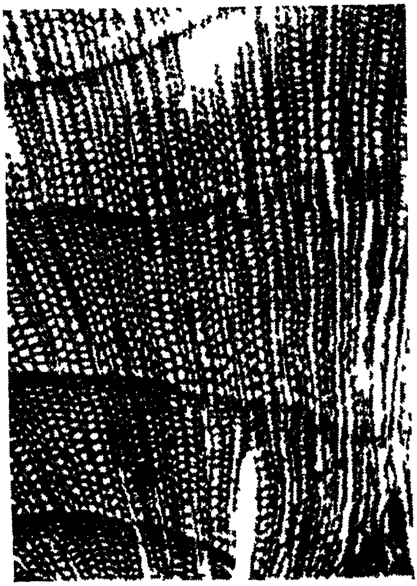


*Phot. 200*
Tangentialschnitt (103×)

*50.* Widdringtonia cupressoides Endl.



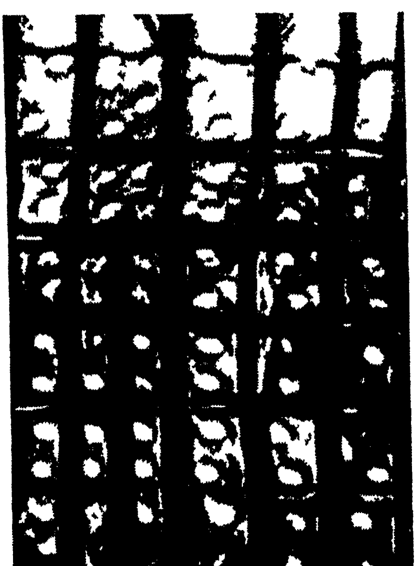

*Taf. 50.*
Widdringtonia cupressoides Endl.



*Phot 201*
Querschnitt (103 ×)



*Phot 202*
Tangentialschnitt (103 ×)

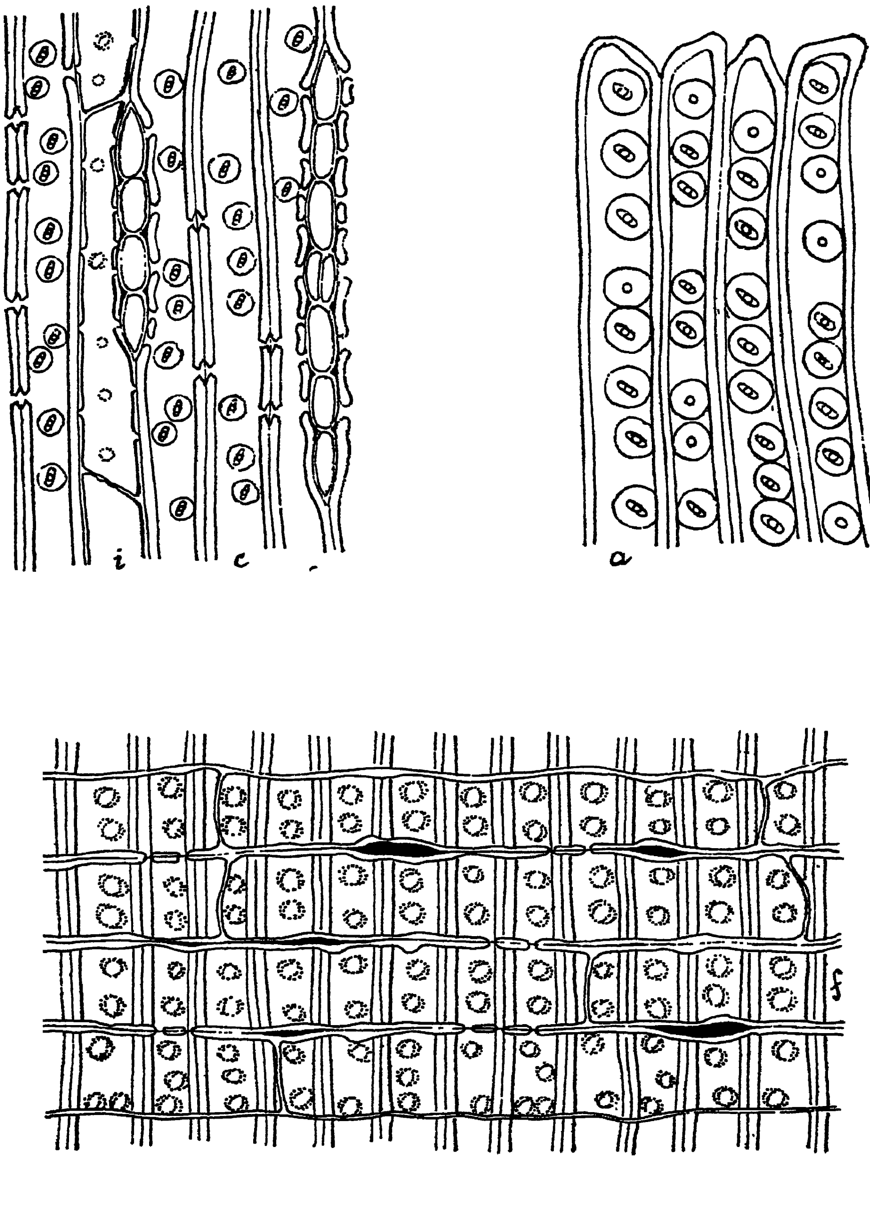


*Phot 203*
Radialschnitt (300 ×)

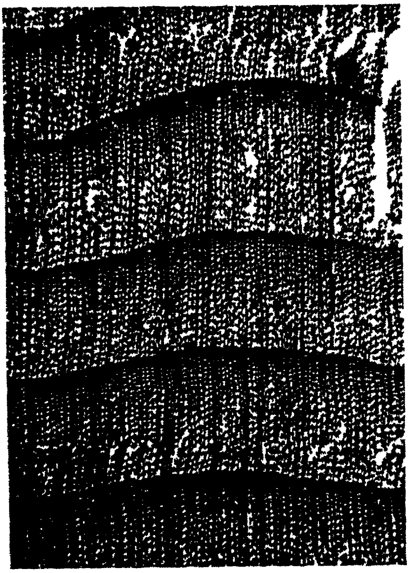


*Phot 204*
Tangentialschnitt (300 ×)

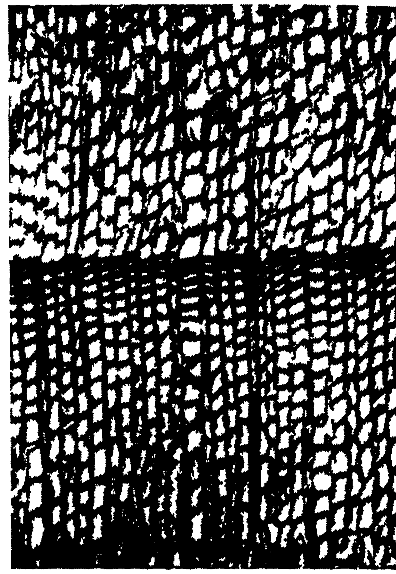
*51.* Microbiota decussata Kom.



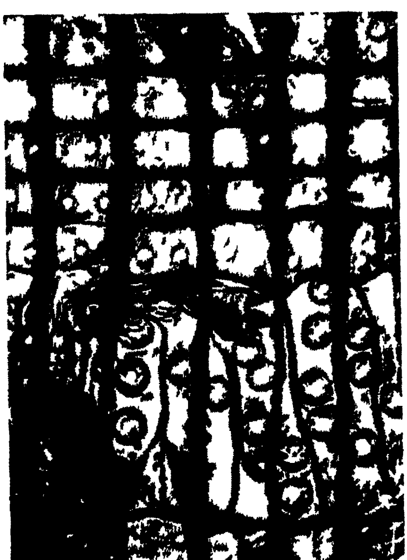

*Taf. 51.*
Microbiota decussata Kom.



*Phot 209*
Querschnitt (27×)



*Phot 210*
Querschnitt (103×)

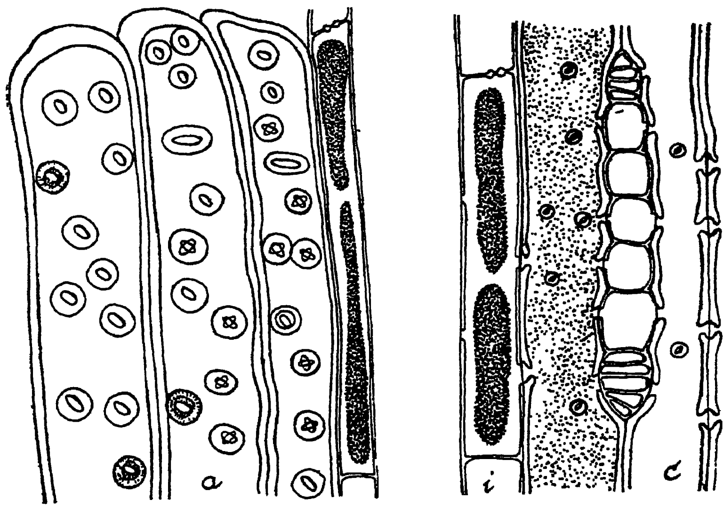


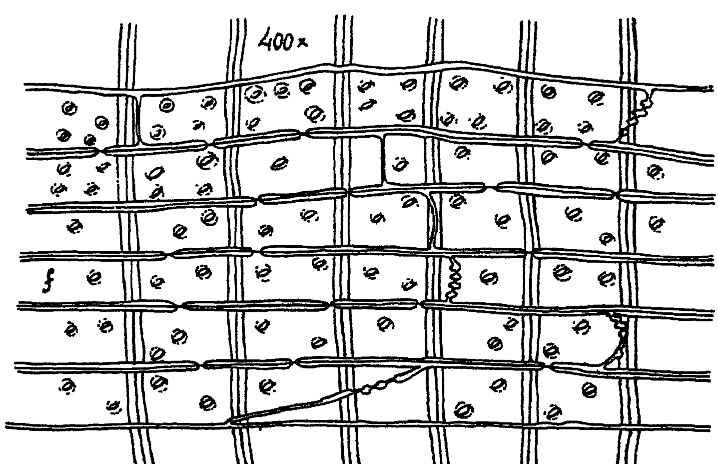
*Phot 211*
Radialschnitt (300×)



*Phot 212*
Tangentialschnitt (103×)

*53.* Pilgerodendron uviferum (Don) Florin




*Taf.* 53.

**Pilgerodendron uviferum (Don) Floria**

# SPHAEROPLEA-STUDIEN

PIROSKA PALIK.
Planzensystematisches Institut der Eötvös Loránd Universität Budapest
(Eingegangen aug. 12. VII. 1950.)

## *Einführung*

Das Genus *Sphaeroplea* gehört zur Familie *Sphaeropleaceae* der Reihe *Siphonocladiales* der Gruppe *Chlorophyceae*. (*Oltmanns* I. 328) Neuerdings erwähnt *Fritsch* (1935. 220) diese Familie in der Unterreihe (Suborder) *Sphaeroplineae* der Reihe *Ulothrichales*. Nach einem der älteren Forscher, *Schiffner* (288) wäre sie eher in die Reihe *Volvocales* einzureihen.

Zum ersten Male wurden *Sphaeroplea annulina*-Fäden von *Treviranus* im Jahre 1803 in einem stehenden Wasser bei Bremen gesammelt und zur Studierung an *Roth* übergeben. *Roth* beschrieb diese Fäden unter dem Namen *Conferva annulina* im Jahre 1806 in seinem »Catalecta Botanica« (III. 214.). Dem Namen *Sphaeroplea annulina* begegnen wir zum ersten Male in *Agardhs* Werk »Systema Algarum« im Jahre 1824 (p. XXV., 76.).

Sie sind mehrzellige, unverzweigte Fäden, die zum Teil auf der Oberfläche des Wassers schwimmen, teils aber frei im Wasser herumschweben. Diese Algen leben im Süsswasser, sie bevorzugen gewöhnlich die seichten, leicht austrocknenden Stellen. *Pascher* schreibt hierüber (191): »Im allgemeinen bevorzugt *Sph.* kalkhaltiges Wasser, ich habe sie niemals in humussauren oder gar moorigen Wassern gefunden.« Ihr Vorkommen ist ausserordentlich variabel. An einigen Stellen erscheinen sie zeitweise massenhaft, dann verschwinden sie wieder, manchmal für Jahre. Obwohl die Art schon beinahe seit 150 Jahren bekannt ist, und mit Ausnahme von Australien auf allen Kontinenten vorkommt (*Fritsch* 1929. 22.), wurde sie doch an verhältnismässig wenigen Orten erwähnt.

Am 8. Mai 1947 fand ich auch in einem im Freien befindlichen Wasserbassin des Botanischen Gartens der Budapester Universität diese interessante Alge, und zwar in grosser Menge. Das im Wasser des Bassins schwebende Algengeflecht bestand sozusagen aus lauter *Sphaeroplea*-Fäden, es befanden sich nur einige *Scenedesmus*-Arten mit den Fäden. Das obenerwähnte Bassin ist aus Beton, walzenförmig, mit einem Durchmesser von 120 cm; seine Höhe vom Boden beträgt ungefähr 50 cm (Brunnenring). Die Oberfläche des Wassers war mit Exemplaren

verschiedener *Nymphea*-Arten geschmückt. Die Temperatur des Wassers stieg im starken Sonnenschein zeitweise bis zu 22—23° C. Die *pH*-Konzentration des Wassers war 7,5, also schwach alkalisch. Die *Sph*-Fäden schwammen zum Teil an der Oberfläche des Wassers, zum Teil aber schwebten sie im Wasser. Ausser den vegetativen Zellen fand ich auch Fäden mit Oogonien. voll von Eizellen Neunzehn Tage später, am 27. Mai habe ich die *Sphaeroplea*-Fäden auch in einem benachbarten, gleichen Bassin gefunden. Beide Bassins wurden am 16. April mit Leitungswasser aufgefüllt, nachdem sie während der Wintermonate ganz ausgetrocknet waren.

Von einem Teil der dort gefundenen Fäden habe ich im Pflanzensystematischen Institut der Pázmány Péter Universität eine Anzahl von Kulturen gemacht. Zu den Kulturen verwendete ich das aus den Bassins geschöpfte Wasser. Die Fäden hielt ich teils in 12—15 cm hohen Kochgläsern, teils in 5 cm hohen Glasschüsseln, auf dem Gesims von gegen Osten und Süden gelegenen Fenstern, im Zimmer. Die Fäden entwickelten sich in meinen Kulturen schön und schnell. Meine Beobachtungen konnte ich bei dieser Gelegenheit von Anfang Mai bis Anfang Juni fortsetzen, als die nach der vollzogenen Befruchtung entstandenen rötlichbräunlichen Oosporen zum Boden der Gefässe sanken, um dort die Ankunft des Frühjahrs zu erwarten. Es ist natürlich, dass ich während der obenerwähnten Zeit die Entwicklung der Fäden auch in den Bassins des Botanischen Gartens ständig beobachtete, um die Ergebnisse meiner sowohl im Zimmer als auch im Freien vorgenommenen Untersuchungen vergleichen zu können.

### *Zytologie der Vegetativ-Fäden*

Während meiner Beobachtungszeit fand ich die *Sphaeroplea*-Fäden von verschiedener Breite. Unter den voll entwickelten, zu geschlechtlicher Fortpflanzung bereiten Fäden habe ich solche von 18, 26, 30, 33, 36, 37, 41, 43, 44, 47, 48, 50, 52, 57, 60, 64, 67 und 70 $\mu$ gesehen. Aber auch die Länge der einzelnen Zellen schwankt, sie sind für gewöhnlich 20—30-mal länger als breit. Hie und da habe ich auch auffallend kurze Zellen gesehen, in der Länge von 41, 48, 59, 67 $\mu$, ihre Länge übertraf also kaum ihre Breite (27—30 $\mu$) (Tab. I. Fig. 13.). Sowohl die Längs-Zellwand als auch die Querwände sind dünn (Tab. II. Fig. 16, 17, 19.), ihr Stoff ist Zellulose. Zwischen den Querwänden, die die benachbarten Zellen trennen, ist eine Klebeschicht zu finden, die die verschiedenen Farbstoffe in höherem Masse annimt als die Querwand selbst. Diese Klebeschicht ist manchmal mehr, ein anderesmal weniger entwickelt. (Tab. III. Fig. 34, 35, 36, 38.).

Im frühen Stadium der Entwicklung liegt das Plasma in einer dünnen Schicht der Zellwand an, indem es in der Mitte eine grosse zentrale Vakuole umschliesst. Im Laufe der weiteren Entwicklung drängen sich von dem die Vakuole wie ein Mantel umhüllenden Plasma stellenweise Plasmabrücken in die zentrale Vakuole, die sie dadurch in mehrere Teile teilen. In diesem Stadium der Entwicklung sind diese Plasmabrücken eigentlich scheibenförmig, und in diesen Scheiben sind die walzenförmigen Chromatophoren zu beobachten. (Tab. III. Fig. 29, 40.). Hiernach, wie es auch schon *Meyer* (62) festgestellt hat, entsteht auch in den Plasmascheiben je eine Vakuole, infolgedessen nimmt die Plasmascheibe die Form eines Ringes an. Letztere Vakuole bringt rasch zunehmend sowohl den Plasmaring als auch den Chromatophoren-Zylinder zu mehrfachem Spalten. Da so am letzteren zahlreiche Spalte entstehen, erscheint derselbe manchmal beinahe gitterartig. (Tab. III. Fig. 37.). Die erwähnte Vakuole kommt inzwischen mit der grösseren, an den Enden des Plasmaringes befindlichen Vakuole in Berührung. Die aneinanderliegenden Plasmaringe werden oft durch mehr oder weniger verzweigte Plasmabrücken verbunden. (Tab. I. Fig. 11, 12.). Die Zellkerne befinden sich unter dem Chromatophoren-Zylinder oft in dessen Spalten. Im letzteren Fall sind die Zellkerne bereits in lebendem Zustand, d. h. ungefärbt sichtbar. Bei vollentwickelten Zellen habe ich in je einem Plasmaring sogar 7—15 Zellkerne gefunden. (Tab. I. Fig. 11, 12. Tab. III. Fig. 37, 40.). Die Zellkerne sind im Plasma unregelmässig verteilt. In einigen Plasmateilen sehen wir keinen Zellkern, in anderen drängen sich mehrere nebeneinander. Letzteres lässt sich leicht erklären. Nach der Vollendung der kernteilung bleiben die Tochterkerne eine Zeitlang noch nahe beieinander und wandern nur nach einer gewissen Zeit im Plasma auseinander und ordnen sich dann in ungefähr gleicher Entfernung voneinander. Eine ähnliche Beobachtung habe ich unzählige Male auch bei der Art *Hydrodictyon utriculatum* (156.) gemacht. In den die einzelnen Plasmaringe verbindenden Plasmabündeln sind Zellkerne zu sehen (Tab. I. Fig. 11, 12). Die Zahl der in den einzelnen Plasmaringen befindlichen Pyrenoide ist veränderlich, 2—3, manchmal auch mehr.

### *Geschlechtliche Vermehrung*

Wenn die vegetative Zelle ihre entsprechende Entwicklungsstufe erreicht hat, gestaltet sie sich — ohne ihre Form und Grösse zu ändern — zum Oogonium oder zum Antheridium um.

Während des Vorganges der Entwicklung der Eizellen sind die Plasmaringe nicht mehr sichtbar (Tab. III. Fig. 33). Der Plasmainhalt

des Oogoniums gliedert sich in unzählige Teile, und nach Abrundung werden diese zu Eizellen. In den Eizellen sind mehr oder weniger Zellkerne, 1—4 Pyrenoide und Chromatophoren zu sehen. Ihre Farbe ist grün, mit einem farblosen Fleck an einer Seite. Eine sehr dünne Hülle bedeckt die Eizellen. Nach *Cohn* (198): »... elle est alors revêtu d'une couche mince et lisse de materière plastique, mais non d'une membrane de cellulose.« Die Grösse der Eizellen ist verschieden; ich fand solche mit Durchmessern von 15, 18, 23, 30, 34, 36 $\mu$. Sie waren in den Oogonien in ein, zwei, drei oder mehr Reihen gelagert. (Tab. I. Fig. 5, 6, 8, 10.) Zu beachten ist, dass ich mehrere Male auch ovale, also nicht kugelförmige Eizellen gesehen habe, mit Durchmessern von 37 $\times$ 34, 26 $\times$ 23, 34 $\times$ 30, 45 $\times$ 30 $\mu$ (Tab. I. Fig. 7. *Cohn* hat solche elliptischen Eizellen auch gesehen. Tab. B. Fig. 9.).

Von Zeit zu Zeit entwickelten sich auch überaus grosse Eizellen in einzelnen Oogonien; die letzteren haben eine Länge von sogar 90 u bei einer Breite von 30 $\mu$ erreicht. In den letzteren übergrossen Eizellen waren unzählige Zellkerne und Pyrenoide zu sehen. (Tab. I. Fig. 7. Tab. II. Fig. 24.) *Pascher* hat (191) in den Eizellen manchmal auch kontraktile Vakuolen gesehen, und äussert sich diesbezüglich folgendermassen: »An den Eiern kommen, wie ich wiederholt sehen konnte, manchmal kontraktile Vakuolen, meist zu zweien, vor. Sie liegen im hellen Empfängnisfleck. Allem Anscheine nach treten sie nicht immer auf: zumeist sind an sämtlichen Eiern eines Fadens oder einer *Sphaeroplea*-Watte keine kontraktilen Vakuolen zu sehen. Sie scheinen daher nicht regelmässig gebildet zu werden.« Während meiner Forschungen vier Jahre hindurch habe ich mehrere tausend Eizellen untersucht, aber nie habe ich kontraktile Vakuolen in ihnen gesehen. Der Fall war aber vorgekommen, dass in einzelne Eizellen irgendein farbloser Schmarotzer eingezogen war, und dadurch schien der ganze Inhalt der Eizelle sich zu bewegen. *Pascher*-(193) erwähnt sogar Geisseln, die an den Eizellen manchmal gut zu sehen sind. »Bei *Sphaeroplea* kamen Eier vor, die sich innerhalb der Oogonien selbständig bewegten. Sie hatten zwei gleichlange Geisseln und einen fast kugeligen, vorne manchmal leicht vorgezogenen Protoplasten. Die Eier blieben nicht lange beweglich, die Geisseln wurden abgestossen und der Schwärmer wandelte sich in die empfängnisfähige, unbewegliche Eisphäre um, wobei das Vorderende des Schwärmers zum hellen Empfängnisfleck wurde.« Im Zusammenhang mit *Paschers* erwähnter Feststellung muss ich bemerken, dass ich an der Oberfläche der vieltausend Eizellen, die ich untersuchte, nie Geisseln gefunden habe, und so haben sie demzufolge nie eine aktive Bewegung ausgeführt. Ich halte für wahrscheinlich,

dass *Paschers* diesbezügliche Beobachtung auf einem Irrtum beruht. Während meiner Untersuchungen ist es nämlich mehrere Male vorgekommen, dass einige Eizellen in den Oogonien schon befruchtet und in Oosporen verwandelt worden waren, dann war die äussere Hülle dieser Oosporen aufgebrochen, und das Überbleibsel dieser abgelösten äusseren Hülle erschien an der anliegenden Eizelle anhaftend, als wäre es eine zur betreffenden Eizelle gehörende Geissel. (Tab. IV. Fig. 54.). Es ist interessant, dass *Pascher* im Zusammenhang mit der Bewegung der Eizellen in seinem zitierten Artikel später folgendermassen schreibt (193): »Die Beweglichkeit der Eier kann dadurch vorgetäuscht werden, dass sich farblose *Flagellaten* durch die Löcher in die Oogonien eindrängen und die unbeweglichen Eier in passive Bewegung bringen können.«

Gleichzeitig mit der Ausbildung der Eizellen verwandelten sich einzelne vegetative Zellen desselben oder eines anderen Fadens in Antheridien. Dieser Vorgang wurde dadurch eingeleitet, dass die Zellkerne schnell nacheinander mehrere Male sich teilten, dann gliederte sich das Plasma in zahlreiche Spermatozoiden-Ansätze. In jeden Spermatozoiden-Ansatz kam je ein Zellkern. Diese Ansätze wurden in kurzer Zeit zu Spermatozoiden. Die letzteren sind spindelförmig, 30, 32, 33, 35, 37 $\mu$ lang, 3, 3,5—3,7—4 $\mu$ breit (Tab. I. Fig. 15. Tab. II. Fig. 17, 18.), von blassgelblicher Farbe, mit je 2 Geisseln, deren Länge mit der des Körpers übereinstimmt (Tab. IV. Fig. 42.). *Cohn* (201) erwähnt auch die Spermatozoide als gelblich (jaunâtre), aber nach ihm ist ihre Länge bedeutend kleiner: »1/250 de ligne ou un peu plus en longueur« (200), d. h. cca 10 $\mu$. *Cohn* lässt auch auf der 13. Tafel seines erwähnten Werkes die Spermatozoide im Vergleich mit den Eizellen unverhältnismässig klein erscheinen. (Fig. 8, 10, 11, 13b, d.). Die erwähnten Figuren wurden auch von späteren Forschern, insbesondere von *Oltmanns*, *Fritsch* und *Pascher* übernomen. Während meiner Beobachtungen entwickelten sich die Spermatozoide in den Tagesstunden massenweise ; des Nachts habe ich nie sich bewegende Spermatozoide gesehen. In ähnlichem Sinne hat sich auch *Golenkin* geäussert (344). In einem Antheridium entwickeln sich oft mehrere hundert Spermatozoide. Die überaus vielen Spermatozoide bewegen sich bereits im Antheridium sehr schnell, sie wimmeln sozusagen.

Da das Plasma die Oberfläche der eigentlich mehr oder weniger kugelförmigen Vakuole mantelartig umfasst, so habe ich oft gesehen, dass Spermatozoiden-Ansätze, später auch Spermatozoide sich an der Oberfläche einer mehr oder weniger kugelförmigen Vakuole entwickelten. Unter den in den Antheridien schnell sich bewegenden Spermatozoiden sind diese kugelförmigen Vakuolen oft gut zu sehen, wie sie von den

wimmelnden Spermatozoiden hin- und hergestossen werden. (Tab. IV. Fig. 47.). Eine ähnliche Beobachtung hat auch *Cohn* gemacht (199.): »Pendant qu'ils ont lieu, une partie des vacuoles persiste sous forme d'utricules flottants, enveloppés d'une couche muqueuse; et les corpuscules ambiants, dans leur commune agitation, impriment souvent à ces utricules un mouvement rapide de rotation.« Die erwähten Vakuolen werden nach der Desorganisation der Antheridium-Wand frei und schwimmen noch lange Zeit im Sehfeld herum.

*Befruchtung*

Gleichzeitig mit der Ausbildung der Eizellen und Spermatozoide desorganisiert sich stellenweise die Zellwand des Antheridiums wie auch des Oogoniums, und so entstehen an deren Oberfläche zahlreiche Öffnungen. Diese Öffnungen sind meistens kreisförmig, manchmal aber dünnen Spalten gleich. (Tab. II. Fig. 27. Tab. IV. Fig. 41, 46.). Durch diese Öffnungen werden die Spermatozoide frei, und, höchstwahrscheinlich unter dem Einfluss irgendeines chemischen Reizes, drängen sie sich durch die Öffnungen an den Wänden der Oogonien in die letzteren hinein und befruchten die Eizellen. Bei dem Reifen der Spermatozoide lagern sich an die Wand der Antheridien und der angrenzenden Zellen oft in grosser Zahl — wahrscheinlich von chemischen Reizen hervorgerufen — verschiedene winzige Tierchen, besonders *Vorticella*-Arten, und diese verschlingen einen Teil der freigewordenen Spermatozoide.

Meine Beobachtungen erwiesen, dass mehrere Spermatozoide um je eine Eizelle wimmeln, bis endlich einem von ihnen sich mit derselben zu verschmelzen gelingt. Bei einer Gelegenheit habe ich zwei Stunden hindurch die um eine Eizelle herumschwärmenden Spermatozoide beobachtet, bis endlich die Befruchtung gelang. Ein Spermatozoid drängt sich an der farblosen Stelle der Eizelle in deren Inneres hinein. Die Verschmelzung der Sexualzellen beansprucht manchmal eine sehr lange Zeit. Bei einer Gelegenheit während meiner Untersuchungen war das Spermatzoid mit der Eizelle noch nicht vollkommen verschmolzen, als an der freien Seite der Eizelle bereits die für die Oosporen charakteristische dicke, warzige Zellwand ausgebildet war (Tab. IV. Fig. 55.). Oosporen können auch parthenogenetisch entstehen. Ich habe schon mehrere Male mit dickwandigen Oosporen gefüllte Oogonien gesehen, an deren Zellwand gar keine Öffnung vorhanden war, durch die die befruchtenden Spermatozoide zu den Eizellen hätten eindringen können.

Unmittelbar nach der Befruchtung wird die Oospore von einer Zellulosehülle umgeben. Kurz darauf erscheint unter der erwähnten

Zellwandschicht noch eine zweite Schicht, die bald zu schrumpfen anfängt, und so nimmt die von der zweiten Zellwandschicht umgebene Oospore eine mehr oder weniger Stern- oder Kolbenkopfform an. Endlich erscheint unter der eingeschrumpften Zellwandschicht noch eine sehr dünne dritte Schicht. Im Laufe der weiteren Entwicklung reisst die äussere Zellulose-schicht auf, und die Oospore gleitet aus ihr heraus. Diese leergewordenen Zellwanderste sind unter den Oosporen lange Zeit gut sichtbar. (Tab. II. Fig. 19., Tab. IV. Fig. 54.) Wahrscheinlich hat *Pascher* solche leergewordenen Zellwandreste an einzelnen Eizellen haftend gefunden und wähnte, sie wären Geisseln. Von der zweiten Zellwandschicht, die endlich die Oosporen aussen umgibt, äussert sich *Cohn* folgendermassen (189.): »L' acide sulfurique distend sensiblement l'épispore, mais il ne le dissout pas ; joint a l'iode, il lui communique une belle teinte jaune.« An der Oberfläche dieser Zellwandschicht erscheinen infolge der Runzelung derselben kleine erhabene Vorsprünge, die anfangs länger sind, dann aber durch das Dickerwerden der Zellwand immer kürzer werden. Über die erwähnten Vorsprünge meint *Kützing* (1843. 262.): »Diese scheinbaren Stacheln sind nichts weiter als die Vorpsrünge der Spiralfasern, welche die innere Samenhaut in laxen Windungen umgeben und mit derselben verwachsen sind. Durch eine richtige Stellung des Focus sieht man diese Spiralen in Querstreifen verlaufen.« Bereits *Braun* (177.) und *Treviranus* (7.) haben die Richtigkeit der obigen Feststellung *Kützings* bezweifelt. Ich selbst habe sehr viele Oosporen geprüft, um die spiralisch aufgewickelten Fäden zu sehen, habe aber keine Spur derselben finden können.

Anfangs sind die Oosporen grün, bald nehmen sie aber eine bräunlichrote Farbe an. In ihnen sind eine Zeitlang noch ein oder zwei Pyrenoide zu sehen, später, im Laufe der weiteren Entwicklung verschwinden die Pyrenoide, und Öltröpfchen treten an ihre Stelle. Der Durchmesser der reifen Oosporen ist sehr verschieden. Ich fand Oosporen mit Durchmessern von 20, 22, 23, 24, 25, 28, 30, 31, 33, 35, 37, 38 $\mu$. Ihre Zellwand ist 2,5—3 $\mu$ dick. Nach Auflösung der Zellwand der Oogonien sinken die Oosporen zum Boden des Gefässes nieder, aber es kommt auch vor, dass sie von der Wand der Oogonien umgeben zum Gefässboden kommen.

### *Keimung der Oosporen*

Die zum Boden meiner Versuchsgefässe gesunkenen Oosporen trockneten durch Verdunstung des Wassers ein und bedeckten den Boden der Gefässe als ein ziegelfarbener Überzug. Einen Teil dieser eingetrockneten Oosporen füllte ich während der Wintermonate mehrere Male mit Leitungswasser oder mit verschiedenen Nährlösungen auf, um sie zum

Keimen zu bringen, aber ohne Erfolg, trotzdem ich die Gefässe ununterbrochen bei einer Zimmertemperatur von 18—20 C° auf den östlich und südlich gelegenen Fenstersimsen hielt. Ähnliches hat auch *Cohn* (191.) beobachtet: »... Bien que ce vase soit resté pendant tout l'hiver près de la fenêtre d'une chambre chauffée, je ne pus, jusque'au mois de mars, découvrir la moindre modification dans l'état des spores, mais quelques jours de temperature printanière determinèrent la germination simultanée de ces corps dans deux vases qui en contenaient.« Während meiner Untersuchungen meinte ich, dass in den Wintermonaten die Lichtverhältnisse nicht entsprechend waren, und die Keimung deshalb unterblieb. Darum hielt ich einen Teil der Oosporen in künstlichem Licht, doch trat keine Keimung ein. Zu beachten ist, dass den Forschern *Heinricher* (441.) und *Meyer* 70.) gelungen ist, die Oosporen der *Sphaeroplea annulina* selbst im Dunkelschrank zum Keimen zu bringen. Die erwähnten Verfasser äussern sich aber darüber nicht, in welchem Monat sie ihre Beobachtungen angestellt haben. Während und Wintermonate liess ich einen Teil der bei Zimmertemperatur gehaltenen Oosporen im Wasser, einen anderen Teil in trockenem Zustand gefrieren und hielt sie stundenlang bei —6° C, dann füllte ich sie mit Nährlösung' auf; die Oosporen gerieten aber selbst nach dem Gefrieren nicht in Keimung. Es scheint also, dass niedrige Temperatur die Keimung der Oosporen der *Sph. annulina* nicht beschleunigt.

Am 30. März 1948 füllte ich einen Teil der eingetrockneten Oosporen mit *Knop*s Nährlösung auf, und zu meiner grossen Freude verwandelte sich nach zwei Tagen, d. h. am 1. April die bräunlich-rote Farbe der von einer 2,5 $\mu$ dicken Zellwand umgebenen Oosporen, die 23—35 $\mu$ Durchmesser hatten, in bräunlich-grün, worauf dann die Oosporen zu keimen begannen. Unmittelbar vor der Keimung war in den Oosporen nur ein einziger Zellkern zu beobachten. Ich kochte die dickwandigen Oosporen einige Minuten lang in essigsaurem Karmin, und so wurde der einzige Zellkern gut gefärbt. *Golenkin* (346.) äussert sich diesbezüglich in ähnlicher Weise. »Ich konnte bestimmen, dass die reifen Oosporen nur einen Zellkern haben. An verschiedenen alten Oosporen sieht man, dass dieser Zellkern infolge des Zusammenfliessens mehrerer Zellkerne entsteht, vorausgesetzt, dass die Oospore nicht von Anfang an einkernig war.« Der einzige Kern der Oosporen und darauffolgend auch das Plasma teilten sich dann in 2—3 oder 4 Teile, dem entsprechend entstanden dann 2—3 oder 4 Schwärmer. (Tab. IV. Fig. 50.). Nach *Cohn* (193.) ist die Zahl der Schwärmer 2, 4, oder 8. *Heinricher* (444.) hat 2 und 4 wahrgenommen, aber nach ihm ist auch der Fall möglich, dass nur ein einziger

Schwärmer in den Oosporen entsteht. Im Gegensatz dazu bemerkt *Meyer* (74.) : »Was die Anzahl der durch die Oosporen erzeugten Zoosporen betrifft, so muss ich bemerken, dass ich eine Zoosporenbildung in einer grösseren oder kleineren Anzahl als vier niemals beobachtet habe.« Nach *Pascher* (212.) : »In der Regel treten aus den keimenden Eisporen von *Sph.* nach der Reduktionsteilung vier vegetative Schwärmer aus. Manchmal gehen aber zwei oder drei von diesen durch die Reduktionsteilung gebildeten vier Keimen zugrunde, so dass aus den keimenden Eisporen dann nur ein oder zwei Schwärmer austreten.« Im Budapester Material verliessen, wie ich bereits erwähnt habe, 2, 3 oder 4 Schwärmer die Oosporen bei deren Keimung, doch habe ich öfters beobachtet, dass der ganze Inhalt der Oospore zu einem einzigen Schwärmer wurde, (Tab. IV. Fig. 52.) wie das auch *Heinricher* an den in Graz gesammelten Exemplaren wahrgenommen hatte. Im Zusammenhang mit den bei der Keimung der Oosporen entstandenen Schwärmern bemerkt *Pascher* noch (202) : »Die Bildung der vier Zoosporen aus der Zygote kann bei *Sph.* insofern eine Abänderung erfahren, als diese vier Zoosporen in ihren Protoplasten nicht vollständig getrennt werden und in verschiedener Weise und verschieden weit miteinander verbunden bleiben. In solchen Fällen ist in der Zygote nach der Reduktionsteilung die Protoplastenteilung nicht oder unvollständig durchgeführt. So entstehen Doppel- oder Vierfachschwärmer.« (Siehe *Paschers* Fig. 13, 14, 15, 16, 17, 18). Ich habe im Laufe meiner Untersuchungen solche Doppel- oder Vierfachschwärmer niemals gefunden, obwohl ich in den vergangenen vier Jahren die Keimung von mehreren hundert Oosporen beobachtet habe. Zu beachten ist, dass ich unter den keimenden, also grünlich-bräunlichen Oosporen eine Anzahl von zugrundegegangenen, farblosen Exemplaren vorfand. Die letzteren waren wahrscheinlich auf parthenogenetischem Wege entstanden.

Im Laufe der Ausbildung der Schwärmer verschwinden die an der die Oospore umhüllenden dicken Zellwandschicht befindlichen Runzeln, Stacheln oder Warzen infolge eines grossen inneren Druckes. (Tab. IV. Fig. 50.). Nach vollendeter Entwicklung der Schwärmer reisst die äussere dicke Zellwandschicht der Oosporen irregulär auf, und die innere, dünnere Zellwandschicht dringt durch diesen Spalt blasenartig hervor. Jetzt sind die Schwärmer schon in lebhafter Bewegung, obwohl sie noch von der inneren Wandschicht eingeschlossen sind. Dann treten sie nach Aufplatzung dieser Schicht heraus. Während meiner Untersuchungen ist auch der Fall vorgekommen, dass die äussere Schicht der Wand der Oospore nicht aufplatzte, und die Schwärmer infolgedessen nicht austreten konnten ; da bewegten sie sich eine Zeitlang im engen Raum der Oospore sehr

langsam, bis sie zum Stillstand kamen und sich abrundeten. Ihr weiteres Schicksal ist unbekannt. Meine Untersuchungen ergaben, dass die Schwärmer hauptsächlich in den Mittagsstunden aus den Oosporen heraustraten. Dem entgegen beobachtete *Meyer* (69.) folgendes: »Die Bildung und der Austritt der Zoosporen erfolgte den ganzen Tag, aber die energischeste Keimung der Oosporen wurde gegen Abend, gegen 6—8 Uhr beobachtet.«

An der Spitze der in den Oosporen entstandenen Schwärmer ist die rötlich- bräunliche Farbe eine Zeitlang noch gut zu sehen, der hintere Teil ihres Körpers ist aber für gewöhnlich grün. Sie haben keine Hülle, sie sind nackt. Ihre Grösse ist verschieden, ich habe solche von $23 \times 10\ \mu$, $20 \times 15\ \mu$, $15 \times 8\ \mu$ und $12 \times 9\ \mu$ gesehen. Sie haben eine etwas verlängerte Walzenform, selten sind sie mehr oder weniger keilartig, an ihrer Spitze mit zwei ihre Körperlänge überragenden Geisseln. Die Geisseln entspringen aus einem an der Vorderseite gelegenen farblosen Vorsprung. (Tab. IV. Fig. 43.). Am Ansatz der Geisseln ist ein Körperchen von dunklerer Farbe zu sehen. In den gefärbten Schwärmern sind Zellkern, Pyrenoid und häufig noch ein Öltröpfchen zu erkennen.

Die ausgetretenen Schwärmer flitzen mit sehr grosser Schnelligkeit im Sehfeld hin und her, infolgedessen ist es schwer, ihnen zu folgen. Während seiner schnellen Ortsveränderung dreht sich der Schwärmer ausserdem noch um seine Längsachse, so dass er sich wie ein Bohrer bewegt. Nach solcher Ortsveränderungsbewegung durch eine gewisse Zeit kommen die Schwärmer zum Ruhezustand. Die weitere Entwicklung der zum Ruhezustand gekommenen Schwärmer geht sehr schnell vor sich. Während meiner Beobachtungen verlängerte sich der im Ruhezustand befindliche Schwärmer im Laufe von ungefähr einer Minute, auch im Plasma war eine Gliederung zu beobachten. Kurz darauf bildeten sich die Plasmabrücken, die die zentrale Vakuole abgliederten, und an beiden Enden der Zelle erschien je ein stachelartiger Fortsatz, der junge Faden bildete sich. (Tab. IV. Fig. 44, 45, 46, 48, 49. Tab. III. Fig. 28, 29.) Der einzige Zellkern teilte sich bald und Querwände erschienen auch. Nach *Cienkovszki* (778.): »Ungefähr eine Viertelstunde nachdem die Bewegung aufhörte, begann das Keimen.« Am 1. April 1947 also gleich am folgenden Tag nach Auffüllung der gänzlich ausgetrockneten Oosporen mit Nährlösung fand ich bereits junge Pflanzen von $750\ \mu$, und die farblosen Spitzen erreichten eine Länge von $30—35\ \mu$. *Cienkovszki* bemerkt (779.): »An der in zwei Borsten ausgezogenen Oberfläche der Gonidie hat sich also eine starre Membran ausgeschieden.« Diese mit zwei dünnen, farblosen Fortsätzen versehenen jungen Pflänzchen erinnern an die Arten des Genus

*Closterium*, so dass *Ehrenberg* die jungen Individuen der *Sph. annulina* irrtümlich unter dem Namen *Closterium rostratum* beschrieben hat.

Ungefähr sechs Wochen nach der vorhin erwähnten Zeit, am 10. Mai, kratzte ich vom Boden der Versuchsgläser wieder etwas von den eingetrockneten, orangefarbenen Oosporen ab und legte es in Leitungswasser. Kurz darauf begannen sie zu keimen, und drei Tage später, am 13. war das Untersuchungsmaterial bereits von jungen Fäden voll. Inzwischen hatte ich auch im Botanischen Garten in den erwähnten Bassins die Fäden gefunden, ein grosser Teil von ihnen war aber damals, in den ersten Tagen des Mai voll rötlich-gefärbter Oosporen. In diesem im Botanischen Garten gesammelten Material habe ich selbst Oosporen mit Durchmessern von 41 $\mu$ gefunden.

Im folgenden Jahre, bereits vom Anfang des Monats April 1949. an beobachtete ich die Bassins im Botanischen Garten, um gleich vom Augenblick der Auffüllung derselben mit Wasser die Entwicklung der *Sphaeroplea-Fäden* beobachten zu können. Die Auffüllung wurde am 7. IV. vorgenommen. An demselben Tage füllte ich auch einen Teil der in meinen Kulturen befindlichen, eingetrockneten Oosporen mit Leitungswasser auf. Letztere kamen bald zum Keimen, und eine Woche später d. h. am 12. IV. waren die Versuchsgläser schon voll junger Pflänzchen. Die zweistacheligen Fäden entwickelten sich rasch weiter. Im Botanischen Garten dagegen waren die Fäden in den erwähnten zwei Bassins nicht erschienen. Im von dem Boden der Bassins abgekratzten Material fand ich einige keimende Oosporen vor, aber der überwiegende Teil der Oosporen war im Laufe des Winters zugrundegegangen. Wahrscheinlich hat die grosse Kälte des Winters einen grossen Teil der Oosporen vernichtet. *Cienkovszki* (777.) sagt diesbezüglich : »Durch längeres Trocknen verlieren die Sporen ihre Keimfähigkeit nicht, ich zog mir junge *Sphaeropleen* aus Sporen, die ein ganzes Jahr lang im Herbar gelegen hatten.« *Pascher* äusserte sich auch ähnlich (200): »Die Eisporen behalten ihre Keimfähigkeit sehr lange; ich habe einmal aus achtjährigem Material relativ viele keimende Eisporen bekommen. Immerhin ist es derzeit noch als »Zufall« zu bezeichnen, wenn es gelingt, nennenswert viel Eisporen keimend zu erhalten.« Am 19. April durchforschte ich beide Bassins noch einmal, fand aber wieder keine *Sphaerpolea-Fäden*. Hiernach suchte ich Tag für Tag die *Sph. annulina*-Art in den vorerwähnten Bassins, aber immer ohne Erfolg. Ich fand nur *Cladophora, Oedogonium* und *Spirogyra*-Fäden. Zu beachten ist, dass die *pH* Konzentration des Wassers der Bassins die gleiche war wie im Frühjahr des Jahres 1947, d. h. 7,5, als *Sphaeroplea*-Fäden in reichen Knäueln im Wasser schwebten. Am 13. Mai 1949 erschienen in einem

früher noch nicht untersuchten, ähnlich geformten und grossen Wasserbehälter, in dem ebenfalls verschiedene *Nymphaea*-Arten gediehen, die Sphaeroplea-Fäden wieder, undzwar in grosser Menge mit *Cladophora*-Fäden zusammen. Daraufhin durchforschte ich sämtliche Bassins im Botanischen Garten, aber *Sphaeroplea* fand ich nirgends in der grossen Menge der im Wasser schwebenden Fäden.

Am 29. April 1950 fand ich die *Sph*-Fäden im Budapester Botanischen Garten wieder, undzwar in demselben Bassin, in dem sie am 13. Mai 1949 erschienen waren. Sie schwammen als ein gelbliches Geflecht auf der Oberfläche des Wassers. Die mikroskopischen Untersuchungen ergaben, dass ein grosser Teil der Zellen bereits in Oogonien oder Antheridien verwandelt war, voll von unzähligen Eizellen und Spermatozoiden. Dann durchsuchte ich auch die benachbarten Bassins, und fand endlich, in einem von ihnen, wo ich noch niemals *Sph.*-Fäden gefunden hatte, mehrere Fäden. Das letztere Bassin ist kreisförmig, mit einem Durchmesser von etwa 2 m und 50 cm tief, es ist völlig in den Grund gesenkt. Die Fäden schwebten in grossen Massen im Wasser, inmitten von *Cladophora* und *Spirogyra*. Geflecht. Aus alledem ergibt sich, dass ich bis jetzt in vier Bassins des Budapester Botanischen Gartens *Sph.*-Fäden gefunden habe. Alle vier Bassins viebefinden sich im Freien.

Die Lebensdauer der *Sphaeroplea annulina*-Fäden ist ziemlich kurz, sie beschränkt sich auf einige Tage, oder höchstens auf einige Wochen.

## *Kernteilung*

Im Laufe meiner Untersuchungen die Art *Sphaeroplea annulina* betreffend betrieb ich ununterbrochen auch cytologische Forschungen. Ich untersuchte hauptsächlich die Zellkerne, deren Teilungsvorgang, ferner die Pyrenoide eingehend. Zur Beobachtung der Zellkerne gebrauchte ich essigsaueres Karmin und Gallocyanin. Die Färbungen nahm ich auf Objektträgern vor. Bei der Untersuchung der jungen Pflänzchen verdünnte ich die essigsaure Karminlösung mit Wasser, da die starke Essigsäure die jungen Zellen zerstörte. Zur Untersuchung der Spermatozoide, der Eizellen und der Schwärmsporen gebrauchte ich ebenfalls verdünntes essigsaures Karmin. Die dickwandigen Oosporen hingegen kochte ich Minuten lang auf dem Objektträger, um von den in ihnen befindlichen Zellkernen ein entsprechendes Bild zu erhalten.

Die Zellkerne sind mehr oder weniger kugelförmig mit Durchmessern von 3—3,5 $\mu$. Wenn die Färbung gut gelungen ist, so kann in den Zellkernen auch der Nucleolus oft gut beobachtet werden. Die Bedeutung

des Nucloelus bei der Zellkernteilung der *Sphaeroplea annulina* wurde von *Golenkin* studiert. Als Ergebnis seiner Forschungen stellte er fest, dass die Chromosomen hier vom Nucleolus entspringen. In den Plasmaringen der voll entwickelten Zellen fand ich gewöhnlich 7—15 Zellkerne (Tab. III. Fig. 31, 37, 40.). In den Plasmaringen der jungen, noch in der Entwicklung begriffenen Zellen waren weniger Zellkerne zu sehen. Die Zellkerne teilen sich karyokinetisch. Letzteres wurde bereits von *Klebahn* festgestellt, der dies betreffend sich folgendermassen äussert: ». . . konnte ich die karyokinetische Kernteilung zuerst in den Antheridienzellen der *Sphaeroplea* an mit Hämatoxylin gefärbten und in Canadabalsam eingebetteten Praeparaten studieren. Hier ist überhaupt die Kernteilung am besten zu studieren, da in solchen Antheridien die Kernteilung an einem Ende der Zelle anfängt und langsam zum anderen schreitet, so dass man in einem Antheridium alle Stadien der Zellkernteilung beobachten kann. Nach längerem Suchen konnte ich auch die Kernteilung an den vegetativen, noch wachsenden Zellen beobachten.« (*Golenkin* 248.). Meine Beobachtungen ergaben, dass die Teilung der Zellkerne auch in den Mittagstunden (11, 12, 2, ½4) sehr lebhaft ist, und sich nicht auf die Nachtzeit oder den frühen Morgen beschränkt, wie bei vielen anderen Algen-Arten. Ähnliches hat auch *Golenkin* beobachtet (348). ». . . hier keine Abhängigkeit vom Lichte vorhanden ist.« Sämtliche Zellkerne eines Plasmaringes teilen sich gleichzeitig. Als Einleitung der Teilungsvorgänge wachsen die winzigen Zellkerne stark an, und erreichen Durchmesser von 5, 6, 7,5, 8, 10, 11, 13 und sogar 15,5 $\mu$. Die Zahl der Chromosomen war zehn. *Golenkin* (349.) hingegen erwähnt zwölf. (»Die Nucleolus-Stückchen, die sich in der Zahl von 12 . . .«) Er zeichnete aber in die einzelnen Zellkerne auf Fig. 17. der Tafel IX. neun, zehn, elf und zwölf Chromosomen.

Im Laufe meiner Untersuchungen beobachtete ich, dass die Chromosomen die Form von sehr kurzen Stäbchen haben, ihre Länge beträgt cca 2 $\mu$ und ihre Breite 1 $\mu$. Während des Verlaufes der Zellkernteilung sind die zwanzig Chromosomen, die durch die Spaltung der zehn Chromosomen entstanden sind, am Ende der Prophasis sehr gut zu unterscheiden. Bei manchen Gelegenheiten ist es mir gelungen die in der Nähe der beiden Pole sich drängenden je zehn Chromosomen in der Periode der Telophasis zu erblicken. (Tab. III. Fig. 31.). Vor der Bildung der Eizellen und besonders der Spermatozoide wird die Teilung der Zellkerne beschleunigt. *Fritsch* (1929. 12.) äussert sich dagegen folgendermassen: »According to *Klebahn* (p. 88.) there is no nuclear division during the development of the ova. The latter are usually uninucleate, although *Klebahn* (p. 88., *Meyer* p. 66.) records multinucleate ova (with as many as six nuclei) as

common in the form of *S. annulina* known as *var. braunii*, there are always several pyrenoids.« Vor der Bildung der Eizellen und hauptsächlich der Spermatozoide sind eine Unzahl von Zellkernen im Plasma. In den Zellkernen sind die zehn Chromosomen jetzt immer noch gut zu erkennen.

*Reduktionsteilung*

Die Zellkerne vermehren sich vor der Ausbildung der Sexualzellen noch mit Aequationsteilung, also mit Beibehaltung ihrer Zahl (also zahlbeständig). Unmittelbar vor der Bildung der Sexualzellen aber machen sie eine Reduktionsteilung durch. Von den Phasen der Reduktionsteilung ist die »Diakinesis« oft gut zu beobachten. (Tab. III. Fig. 31.) Die Chromosomen gruppieren sich jetzt an der Zellkernwand in gleicher Entfernung voneinander. In der »Diakinesis« war aber die Spaltung an den Chromosomen nicht wahrzunehmen. Nach Vollendung der Reduktionsteilung befinden sich in den vielen kleinen Zellkernen nur je 5 Chromosomen. In den Eizellen finden wir gewöhnlich mehrere Zellkerne, und in diesen Kernen sind die je 5 Chromosomen oft gut zu erkennen (Tab. I. Fig. 6. Tab. II. Fig. 20 21. Tab. III. Fig. 33. Tab. IV. Fig. 41.), besonders wenn wir das gefärbte Präparat langsam über der Flamme etwas anwärmen. In den letzteren Zellkernen sind je 5 Chromosomen mitunter bei Beendigung des Befruchtungsvorganges, d. h. in den Oosporen noch wahrzunehmen. Ja, sogar schon in den dickwandigen Oosporen werden die je 5 Chromosomen enthaltenden zahlreichen Zellkerne sichtbar, wenn wir letztere in essigsaurer Karminlösung längere Zeit kochen. (Tab. IV. Fig. 51.).

In dem Zellkern des Spermatozoids befinden sich auch 5 Chromosomen (Tab. IV. Fig. 42.). *Meyer* (Tab. III. Fig. 11, 13.) stellt in seinen Abbildungen irrtümlicherweise 4, 5, 6, 7, ja 8 Chromosomen in den Zellkernen der Spermatozoidenansätze dar, obwohl in diesen nur mehr je 5 Chromosomen vorhanden sind, da, wie ich vorhin erwähnt habe, die Reduktionsteilung vor der Bildung der Spermatozoidenansätze erfolgt.

Die in den Sexualzellen d. h. in den Eizellen und hauptsächlich in den Spermatozoiden befindlichen Zellkerne sind kleiner als die in den vegetativen Zellen befindlichen Zellkerne. Ihr Durchmesser beträgt gewöhnlich 1,8,—2—2,5 $\mu$. Gelegentlich meiner Untersuchungen, die ich an der Art *Hydrodictyon utriculatum* anstellte, beobachtete ich auch, dass der Kern der der sexuellen Fortpflanzung dienenden Gamete bedeutend kleiner war, als die Zellkerne, die die vegetativen Zellen enthielten (*Palik* 163.) An den kopulierenden Zellen der *Spirogyra setiformis* nahm *Czurda* auch etwas Ähnliches wahr (*Küster* 126.). Die im Zusammenhang mit der

Grösse der in den Sexualzellen befindlichen Zellkerne geäusserte Feststellung *Golenkins* (349) müssen wir als irrtümlich betrachten: »In den Antheridienzellen werden die Zellkerne immer kleiner, so dass der Zellkern des Spermatozoids kaum $\frac{1}{4}$ gross ist wie der vegetative Zellkern.« Nie habe ich wahrgenommen, dass der Spermatozoiden-Kern $\frac{1}{4}$ des im Ruhezustand befindlichen Kernes der vegetativen Zellen gewesen wäre. *Golenkin* behauptet ferner: »Auch die Nucleolen verhalten sich hier anders als die vegetativen Zellen, ich konnte nämlich die Bildung eines Nucleolus in den Tochterzellen nur bei den ersten Teilungen beobachten. Bei den folgenden (4—5) Teilungen bleiben die Chromosomen gesondert und schmelzen zu einem zentralen Nucleolus nicht zusammen. An solchen Kernen konnte ich niemals eine Kernteilungs-Figur beobachten, dagegen dann und wann einen biscuitförmigen Zellkern. Dies verleitet mich anzunehmen, dass die letzten Teilungen, wenn die Masse des Zellkernes kleiner und wohl auch seine Energie schwächer wird, auf einfacherem Wege der Amitose vor sich gehen.« Nach Beendigung der Reduktions-Zellkernteilung, die die Bildung der Spermatozoide einleitet, sind die in den Tochterkernen d. h. Spermatozoiden-Ansätzen entstandenen je 5 Chromosomen gut zu sehen, es kann also von amitotischer Zellkernteilung nicht die Rede sein.

Die Reduktionsteilung also, wie es aus dem Gesagten hervorgeht, erfolgt vor der Entstehung der sexuellen Zellen, d. h. der Eizelle und des Spermatozoids. Das Oogonium und das Antheridium sind also die Gonotochonte. Nach alledem ist bei der Art *Sphaeroplea annulina* die Pflanze selbst ein *Diplont* (mit 10 Chromosomen), die Eizelle und das Spermatozoid aber sind *Haplonte* (mit 5 Chromosomen). Die durch die Verschmelzung der Sexualzellen entstandene Oospore ist hingegen wider ein *Diplont*, da das durch Karyogamie entstandene Synkarion wieder 10 Chromosomen enthält. Nach meinen Beobachtungen verschmilzt nur einer der vielen Zellkerne der Eizelle mit dem Zellkern des Spermatozoids. Auch *Golenkin* (345.) hat es so beobachtet. Ich fand, dass nach Verschmelzung der Zellkerne die anderen Zellkerne der Eizellen desorganisiert wurden, und bei der Keimung der Oospore nur mehr ein einziger Zellkern in der Eizelle vorhanden war, das Synkarion.

Keiner der früheren Forscher hatte bei der Art *Sph. annulina* gesucht, in welchem Stadium die Reduktionsteilung erfogt. *Fritsch* bemerkt diesbezüglich (1935. 224) »It can hardly be doubted that reduction occurs at the first division in the spore.« In seinem zitierten Werke erwähnt *Pascher* an mehreren Stellen, dass die Reduktionsteilung in der Oospore, d. h. nach der Vereinigung der Eizelle und des Spermatozoids erfolgt

(203, 212), er stellte aber diesbezüglich keine Untersuchungen an, um diese Feststellung zu bestätigen.

*Vegetative Vermehrung*

Eine ungeschlechtliche Vermehrung der Art *Sphaeroplea annulina* ist nicht bekannt. Die vegetative Vermehrung erfolgt durch sich lostrennende Fadenteile. Von der letzteren Fortpflanzungsart bemerkt *Heinricher*, auf den Standort in Graz bezüglich: »Die auf solchem Wege erfolgende vegetative Vermehrung kann eine ganz kolossale sein. So wurde das grosse Bassin des Springbrunnens, in welchem die Alge 1882 spontan, das erstemal, auftrat, wiederholt von ihr vollends erfüllt, trotzdem, dass die Stadtvertretung mehrmals dasselbe räumen und ganze Wagenladungen der Alge wegschaffen liess.«

*Geographische Verbreitung*

Ungarn: Balatonkeresztúr, Lachen längs der Eisenbahn, Juli. Durchmesser der reifen Oospore 20 $\mu$. *Istvánffi* (105.). Wald bei Deszk, 10. V. 1924, Öszeszéke 8. IV. 1923. Grosse Ungarische Tiefebene. *Kol* (85.). Nach mündlicher Mitteilung der Verfasserin Sph.-Fäden in grossen Mengen, mit einer *Chara*-Art zusammen, als Meteorpapier. Budapester Botanischer Garten, *Palik*.

*Tschechoslowakei*: »... in der Au das Quellgebiet des Oroszvárer-Karlburger Donauarmes.« *Langer* (625.) Über den Fundort bemerkt *Langer*: »Es ist dies ein lichter Laubwald mit Schottergrund, der bei höherem Wasserstand der Donau häufig unter dem hervordringenden Grundwasser steht, um nach dem Sinken des Stromspiegels wieder trocken zu liegen. Nach einer solchen Überflutung von kurzer Dauer fand ich im August 1913 einen grossen Teil besagten Waldbodens, wie mit Tomatenmus bedeckt.« »Nach *Opiz* soll diese Alge auch in Böhmen vorkommen.« *Hansgirg* (53.). Der Letztere äussert sich das Vorkommen der Art betreffend folgendermassen:« Es scheint, dass diese Alge, welche öfters an einem und demselben Standorte in grosser Menge erscheint, um wieder spurlos zu verschwinden, zu denjenigen Süsswasseralgen gehört, welche nicht überall auf der Erdoberfläche, wo ihr die zu ihrer Entwicklung nötigen Bedingungen geboten werden, verbreitet ist, d. h. es scheint, dass ihre Verbreitung nicht nur von chemischen und physikalischen Eigenschaften ihres Mediums in (oder ihres Substrates an) dem sie vegetiert, bedingt ist, sondern auch noch von anderen, noch unbekannten Umständen.« »In den Wasserbecken des Botanischen Gartens der Deutschen Universität in Prag kam es in den Jahren von 1925 bis 1933 zu Massen-

vegetationen von *Sphaeroplea*, welche in dichten Decken die Oberfläche der Wasserbecken überzogen ... An der Bildung dieser Decken beteiligten sich drei Arten: eine stand der *Sph. Wilmani* nahe, die andere entsprach mehr der *Sph. annulina*, während die dritte in die Verwandtschaft der *Sph. cambrica* gehörte.« *Pascher* (188.).

*Österreich:* Wien, bei Gumpoldskirchen *Heering* (65). Graz, im Bassin des Auerspergs-Brunnens, in üppiger und augenscheinlich wohler Vegetation zu treffen.« *Heinricher* (433).

*Deutschland:* Bremen, »In aquis stagnantibus puris, Majo et Junio mense 1803, primo observavit amicis honoratissis D. *Treviranus*.« *Roth* (III. 214.). *Treviranus* (3.) bemerkt in Verbindung mit dem erwähnten Fundort: »Sie gehört zu den seltenen* in der, durch ihren Reichtum an Süsswasseralgen sich auszeichnenden Gegend um Bremen, denn sie ist mir in einem Zeitraume von zehn Jahren nur zweimal vorgekommen.« Freiburg, *A. Braun* (*Kützing* 1849. 362.). Würzburg »... Leiblein *Sph. annulina in* einem seichten stehenden Gewässer bei Würzburg fand.« (*Treviranus* 3.). Berlin, *Ehrenberg*, *Cohn* (188.) schreibt in Verbindung mit diesem Fundort: »*Ehrenberg* l' a déjà vue, près de Berlin, couvrir de grandes surfaces d'une couche rougeâtre, tellement qu'elle aurait pu faire croire à une pluie de sang.« Breslau, *Cohn* (188.) erwähnt über diesen Standort folgendes: Je l'ai rencontrée moi meme à Breslau, à la fin du mois d'octobre dernier, dans un champ de pommes de terre, que l'Oder débordé avait envahi dans la derniere semaine du mois d'août précédent.« Er bemerkt ferner (188.) »La *Sphaeroplea annulina Ag.* est une des Algues d'eau douce les plus rares de notre flore; on ne la trouve ni partout, ni en tout temps, comme la plupart des autres végétaux de cet ordre; elle apparait, au contraire, à de rares intervalles et sous l'influence de circonstances déterminées.« Frankfurt a. M., *Fresenius*. Letzterer äusserte sich über diesen Standort folgendermassen (242.): »in der Nähe der Stadt in einem kleinen Graben mit stehendem Wasser.« .. »Diese Alge ist zwar im Gebiete der Flora von Frankfurt a. M. schon vor einiger Zeit aufgefunden worden ... Sie scheint nicht so gemein zu sein, wie man nach der Angabe in *Rabenhort's* Kryptogamenflora denken sollte. (Über das Vorkommen der Arten des Genus *Sphaeroplea* äussert sich *Pascher* im Gegensatz zu den obenerwähnten Meinungen *Cohns* und *Fresenius* (190.): »*Sph.* ist sehr verbreitet. Die Angaben, dass sie nur spärlich und recht lokalisiert vorkommt, gehen darauf zurück, dass *Sph.* nur eine sehr kurze Vegetationszeit hat ... Ich habe *Sph.* viel öfter gefunden, als nach den Literaturangaben zu vermuten war.«)

* d. k. Algen.

»An der Verbindungsbahn bei Gabitz am Galgenberg bei Strehlen, in einem Graben.« *Kirchner* (1878. 64.). Hamburg, *Heering* (64.). Er schreibt: »... So fand sie sich im Botanischen Garten in einem Warmwasserbassin in grosser Menge, fehlte dann im nächsten Jahre völlig, um in dem darauffolgenden Jahre wieder aufzutreten. Nach Abbruch dieses Bassins erschien sie in einem in der Nachbarschaft neuangelegten heizbaren Bassin unter freiem Himmel bereits im ersten Jahr der Anlage.«

*Frankreich* : Corsica ; »circa Calvi in paludosis, leg. *Soleirol*« (*Kützing* 1849. 362.).

*Bulgarien* : Vidin, »... aux environs de la ville de Vidin dans la Bulgarie du N. O. Boiana und Kasitchané, »... dans les mares aux environs des villages de Boiana et de Kasitchané, non loin de Sophia dans la Bulgarie du S. O.« Anchialo, ».. .aux environs de la ville d'Anchialo sur la rive bulgare de la Mer Noir, Bulgarie du S. E.« Philippopoli, »... dans un ancien reservoir d'eau douce a Philippopoli dans la Bulgarie du S.« An den aufgezählten Orten gesammelt von *A. Valcanov*. (*Petkov* 120.).

*Sovjetunion* : Moskau. *Golenkin* (343.) »... in den Teichen und Gräben des Moskauer Botanischen Gartens jeden Frühling massenhaft auftritt.« Kosino, (Gouv. Moskau) Petr-Rasumowsk (Gouv. Moskau) leg. *Kursanov* (*Meyer* 83.). Solotscha, (Gouv. Rjäsan). *Meyer*.

*Lettland* : *Skuja* äussert sich über den Fundort: »Am 11. Juli 1925 exkursierte ich am Strande des Rigaschen Meerbusens. Etwa 5 km südöstlich vom Kap Ragaciems beim Fischerort Lapmez's wurden in einer Entfernung von ca. 100 m voneinander zwei Regenwasserlachen beobachtet, die dicht mit grünen und orangenfarbigen Algenmassen gefüllt waren. Das Ufer ist hier grobsandig mit dolomitischem Untergrund. Die Wasseransammlungen lagerten parallel dem Meere, einige Meter von ihm entfernt und waren 3—5 m breit, bis 20 m lang und 20 cm tief. Der mehr südöstlich gelegene Tümpel war an einem Ende sogar mit dem Meere in seichter Verbindung. Dem Geschmack nach war das Wasser der ersten Ansammlung ganz frisch, nur in der zweiten fühlte man etwas brackisch. Vielleicht traten darum auch hier die Algen mehr zurück.«

*Armenien* : »in Quellen.« *Kützing*. (1853. 9. Tab. 31.).

*Canada* : *Lowe* schreibt in Verbindung mit dem Fundort: »Found in ditches on prairie west of Winnipeg (Tuxede) made to drain off water from melting snow. Ripe spores have been found by the middle of May. These ditches are probably free of water from end of May to the following spring. Therefore the algae which thrive here complete their life cycle and produce resting spores in 6 to 8 weeks at low temperatures. Asso-

ciated in these ditches are: *Eudorina elegans, Spirogyra Spréciana, Oedogonium Magnusii* and *Aphanochaete repens*.«

*California:* San Bernardino, *Parish*. Stockton, *Proskauer*.

*Afrika*: Griqualand West....»the neighbourhood of Cape Town.« *Fritsch.*

*Systematischer Teil*

Die unter dem Namen *Sphaeroplea annulina* durch *Agardh* beschriebene Art teilt *Kützing* in seiner Phycologia generalis (1843. 262.) in zwei Arten, und zwar: *Sph. Trevirani* (S. spermatiis biserialibus, minoribus, diam. 1/300—1/200''') und *Sph. Leibleinii* (S. spermatiis uniserialibus, majoribus, diam. 1/110—1/100'''). In seiner im Jahre 1849 erschienenen Species Algarum (362.) treffen wir aber schon die folgenden vier *Sphaeroplea*-Arten an: 1. *Sph. Trevirani Kg.* (S. diam. 1/60—1/50''', articulis diametro 8 plo longioribus, spermatiis biserialibus, diam. 1/120.''') 2. *Sph. Leibleinii Kg.* (S. diam. 1/60—1/50''', articulus diametro 8 plo longioribus, spermatiis uniserialibus, majoribus, diam. 1/90'''), 3. *Sph. Soleirolii Mont.* (S. diam. 1/50—1/35''', articulis diametro 10—16 plo longioribus, spermatiis biserialibus, miniatis, diam. 1/60''', rarius 1/90'''), 4. *Sph. Braunii Kg.* (S. diam. 1/50—1/35''' articulis diametro ad 16 plo longioribus, spermatiis bi-triserialibus, maturis viridi-fuscescentibus, nec miniatis diam. 1/120—1/60'''). Zu den erwähnten vier Arten knüpft *Fresenius* (1851. 247.) folgende Bemerkung: »Was endlich die in der neuesten Zeit aufgestellten vier Arten der Gattung betrifft, so scheinen mir solche auf ziemlich schwachen Füssen zu stehen. Ich habe zwar die betreffenden Originalexemplare, welche zum Anhaltspunkt dienten, nicht vorliegen, aber die in *Kützing*'s Species Algarum angegebenen Merkmale können doch dazu dienen, ein Urteil zu begründen. So ergibt sich denn weder für den Durchmesser der Fäden, noch für die Länge der Glieder ein erheblicher Unterschied, letztere fand ich, wie oben bemerkt, 6 bis 16 mal so lang als breit. Die Ein-oder Zweireihigkeit der Sporen zur Artunterscheidung zu benutzen, scheint unrätlich, da ich bei unserer Form beides beobachtet habe. Man findet sogar in derselben Zelle, wo kleinere Sporen und zugleich mehrere grosse fast von der Breite des Lumens vorkommen, dieselben zweireihig, auf einer kurzen Strecke einreihig und selbst dreireihig. Bleibt noch die Grösse und Farbe der Sporen übrig, erstere fand ich schwankend zwischen 1/90—1/64''', letztere wird bei *Sph. Braunii Kütz.* als viridifuscescens, nec miniatus angegeben. Es fragt sich hierbei nur, ob die Sporen auch vollkommen reif, oder erst in der Übergangsfärbung zu Rot befindlich waren. Solche »sporae viridifuscescentes« habe ich bei unserer *Sph. annulina* sehr häufig beobachtet, und musste auf ihr völliges Rotwerden sehr

lange warten.« *Kützing* beachtete die obenerwähnte Bemerkung des *Fresenius* nicht, und führt in seiner im J. 1853. erschienenen Arbeit Tabulae phycologicae (III. 9. Tab. 31.) bereits fünf *Sph.*-Arten an. Neu unter ihnen ist die *Sph. armeniaca Kg.* (articulis longissimis, diam. 1/50—1/35''', spermatiis 2—3 serialibus, maturis miniatis, longe muricatis diam 1/120—1/100'''). In *Cohns* Werke Cryptogamen-Flora von Schlesien (1878. 64.) erwähnt *Kirchner* auch bei der Beschreibung der *Sph. annulina*-Art vier Varietäten: »*a. Trevirani (Kg.)* (Zellen gewöhnlich 8mal so lang als dick. Oosporen in 2 Reihen), *b. Leibleinii (Kg.)* (Oosporen in einer Reihe sonst wie *a.*), *c. Soleirolii (Mont.)* (Zellen meist 10—16-mal so lang als dick, Oosporen in 2 Reihen.), *d. Braunii (Kg.)* (Zellen meist 16—20 so lang als dick, Oosporen in 2—3 Reihen oder ordnungslos. Veget. Zellen 36—72 μ dick, Durchmesser der Oosporen 17—36 μ, Spermatozoide 8—9 μ, Zoosporen 11,5—16 μ lang). In *Hangsgirgs* Prodromus (1886. 53.) finden wir diese vier Varietäten ebenfalls: *var. a Trevirani (Ktz.) Kirchn.* (Zellen etwa 36 bis 50 μ dick, meist 8-mal so lang. Oosporen etwa 20 μ im Durchmesser, in zwei Reihen.), *vai. β Leibleinii (Ktz.) Kirchn.* (Oosporen in einer Reihe etwa 26 μ im Durchmesser sonst wie var. α), *var. γ Soleirolii (Mont.) Kirchn.* (Zellen bis 72 μ dick, meist 10 bis 16-mal so lang. Oosporen in zwei Reihen meist 38 μ seltener bloss 26 μ im Durchmesser, rot gefärbt), *var. δ Braunii (Ktz.) Kirchn.* (Zellen meist 16-20 mal so lang als dick, Oosporen in 2 oder 3 Reihen oder ordnunglos 20—38 μ Durchmesser, meist braun gefärbt.) *De Toni* zählt in seinem Werk Sylloge Algarum (1889. 95.) bei der Art *Sph. annulina (Roth) Ag.* auch die genannten vier Varietäten auf, d. h.: »Var. *Trevirani (Kütz.) Kirchn.* (cellulis vegetativis 36—50 μ. cr. 8—plo longioribus, oosporis biseriatis, circ. 20 μ diam), *Var. Leibleinii (Kütz.) Kirchn.* (cellulis vegetativis ut in varietati praecedenti, oosporis uniseriatis circ. 26 μ diam.), *Var. Soleirolii (Mont.) Kirchn.* (cellulis vegetativis usque ad 72 μ cr., plerumque 10—16—plo longioıibus, oosporis biseriatis ut plurimum 38 μ, rarius tantum 26 μ diam. miniatis.), *Var. Braunii (Kütz.) Kirchn.* (cellulis vegetativis 45—65 μ, cr. 16—20—plo longioribus, oosporis 2—3 seriatis vel irregulariter dispositis, 20—38 μ diam. maturis viride fuscescentibus nec miniatis) »Er erwähnt sogar eine fünfte: die *Var. crassisepta Heinr.*« (septis crassis, quorum in medio crebro coni vel colliculi prominent; saepius et aliis locis in cellula annuli aut coni aut striae cellulosae materiae excrescunt; filamenta facile articulatim dilabuntur quo modo egregia vegetativa propagatio evenit.)" *Klebahn* lässt in seiner Arbeit »Die Befruchtung von *Sphaeroplea annulina Ag.*« die oben aufgezäh.ten Varietäten schon weg, er teilt aber die Art *annulina* in zwei besondere Arten, d. h.: *Sph. Braunii Kütz.* und *Sph.*

*crassisepta (Heinr.) Klebahn.* Zwischen diesen beiden Arten erwähnt er folgende Unterschiede.

| | *Sph. Braunii Kütz.* | *Sph. crassisepta (Heinr.) Klebahn.* |
|---|---|---|
| Dicke der Zelle: .............. | 42—65 μ ......... | 27—35 μ |
| Länge der Zelle: .............. | 250—1400 μ ...... | 500—1200 μ |
| Querwände der Zelle: .......... | dünne ............ | dicke mit d. Verdickungen |
| Anzahl der Pyrenoide im Ringe | 3—10, m. 6 ....... | 2—8, m. 4—5 |
| Anzahl der Kerne im Ringe .... | 3—20, m 12....... | 1—4, m. 2 |
| Grösse der Kerne ............. | 3,5—4,5 μ ....... | 3—4μ |
| Bei Bildung der Spermatozoide: | Ringe Anzahl d. Kerne 300 ..... | Scheibe und Ringe |
| Bei Bildung der Eizelle: ....... | Spalten unregelmäs. | Spalten ungefähr perpend. z Fadenrichtung |
| Die Eizellen: ................. | vielkernige ....... | einkernige |
| Grösse der Eizelle ohne Membrane .................. | 11—20, m. 15—17 μ | 9—15, m 12 μ |

Obige Tabelle siehe: *Meyer* (83.)

In *Paschers* Süsswasserflora (1921. H. 7. S. 65.) erwähnt *Heering* noch die Klebahn-schen zwei Arten, aber folgendermassen: *Sph. (annulina) Braunii Kütz.* und *Sph. (annulina) crassisepta Klebahn.*

Die im Budapester Botanischen Garten gesammelten *Sphaeroplea*-Fäden trachtete ich immer in eine der oben aufgezählten Arten oder Varietäten einzureihen. Nachdem ich aber, wie es aus dem Gesagten ersichtlich ist, im Budapester Material sowohl die Breite der vegetativen Zellen (18, 26, 30, 33, 36, 37, 43, 44, 47, 48, 50, 52, 57, 60, 64, 67, und 70 μ) als auch den Durchmesser der reifen Oosporen (20, 22, 23, 24, 25, 28, 30, 31, 33, 35, 37, 38 μ) sehr verschieden fand, und da letztere in den Oogonien in ein, zwei, drei, oder mehr Reihen gelagert waren, (Tab. II. Fig. 18, 19, 21, 23, 25, 26, 27.) so fand ich, dass jene zu gleicher Zeit in mehrere Varietäten einzureihen sind, und zwar in *Var. Trevirani (Kütz.) Kirchn.*, *Var. Leibleinii (Kütz.) Kirchn.*, *Var. Soleirolii (Mont.) Kirchn.*,

*Var. Braunii (Kütz.) Kirchn.* Aber Fäden, die der Varietät *Var. crassisepta Heinr.* entsprechend wären, fand ich im Budapester Material nicht. (Die Querwände der Fäden nämlich wiesen nie eine Verdickung auf.) Die Feststellungen des *Fresenius* (247.) aus dem Jahre 1851 halten also vollkommen stich, d. h. auf Grund der einzelnen vegetativen Fäden, der Länge der einzelnen Zellen, der Lagerung der Oosporen in den Oogonien in ein, zwei oder mehr Reihen, ferner auf Grund der Grösse und der Farbe der einzelnen Oosporen ist es unmöglich innerhalb der Art *Sphaeroplea annulina* die erwähnten Varietäten zu unterscheiden. Auch *Klebahns* Feststellung ist unrichtig, denn die *Sph. annulina*-Art kann unmöglich in die Arten *Sph. Braunii Kütz.* und *Sph. crassisepta (Heinr.) Klebahn* geteilt werden. Die Unterscheidung der letzteren geschieht nämlich, wie aus dem Obigen ersichtlich, auch auf Grund der Länge und Breite der vegetativen Zellen, der Grösse der Eizellen, der Anzahl und Grösse der Pyrenoide und Zellkerne in den Plasmaringen, ferner auf Grund der Anzahl der Zellkerne in den Eizellen usw. Die erwähnten Eigenschaften treten aber in den einzelnen Fäden in sehr verschiedener Weise auf.

Bei der Art *Sph. annulina* müssen wir jedenfalls zuerst die *Var. Crassisepta Heinricher* (450.) mit den dicken Querwänden unterscheiden. »Septis crassis, quorum in medio crebro coni vel colliculi prominent; saepius et aliis locis in cellula annuli, aut coni aut striae cellulosae materiae excrescunt. Fila facile articulatim dilabuntur, quo modo egregia vegetativa propagatio evenit.« *Heinricher* äussert sich über diese Varietät ferner (437.): »Die verdickten Querwände dürften also als eine Anpassung, die zur Beförderung der Abgliederung von Zellfadenstücken und somit zu vegetativer Vermehrung beizutragen im Stande ist, aufzufassen sein. Ein genauer Einblick in diese Anpassung fehlt uns aber noch in Bezug auf die Frage, ob sie längerer Zeiträume zur Schaffung bedürfe, oder durch locale Standortsbedingungen ziemlich rasch zu entstehen vermag. Kulturen der Alge in relativ ruhigem Wasser, in bewegterem, wie es etwa mit einem Strome in Verbindung stehende Inundationsarme böten, und in Bassins, Springbrunnen, könnten möglicher Weise ganz interessante Resultate ergeben. Erwähnen muss ich noch, dass sich die Eigenschaft, an den Querwänden Cellulosezapfen zu bilden, vererbt. An heuer aus den Dauersporen der Grazer-Pflanzen in irdenen Schüsselchen gezogenen Kulturen waren Zapfenbildungen oft zu beobachten, obgleich sie nicht in gleicher Häufigkeit und Stärke wie im Vorjahre vorhanden waren. Diese Vererbung zeigten auch andere mit Grazer Saatmaterial angestellte Kulturen. Solches ersieht man aus *Rauwenhoff*'s zitierter Mitteilung, und solches berichtete mir auch Herr Prof. *Kny* aus Berlin. »Zu unterscheiden

wäre noch die von *Fritsch* beschriebene *forma polyspinosa* aus Afrika (Griqualand West), bei welcher Form die an der Oberfläche der Oosporen befindlichen kleinen Vorsprünge dichter beieinander liegen als bei der typischen *Sph. annulina*-Art. (»... the oospores bear the spines more closely set than is usual in this species.« *Fritsch* 1929. 23.). Ausser der erwähnten Varietät und Form müssen wir noch die von *Petkov* besprochene *var. lata* aus Bulgarien unterscheiden, die durch die beträchtliche Breite der vegetativen Zellen stark vom Typus abweicht. (»Diam. cellulis vegetativis 100—180 μ.« *Petkov* 120.)

Die im Budapester Botanischen Garten gesammelten Fäden waren typische Exemplare von *Sph. annulina (Roth) Agardh.*

*Meyer* (82.) suchte auch die an vier verschiedenen Fundorten Russlands, in Kosino, Petr-Rasumowsk, Moskau, Solotscha gesammelten *Sphaeroplea*-Fäden auch in eine der erwähnten Arten oder Varietäten einzureihen, aber mit wenig Erfolg und bemerkt diesbezüglich: »... zwischen den zwei scheinbar so scharf unterschiedenen Formen, wie *Sphaeroplea Braunii* und *Sph. crassisepta* eine ganze Reihe von allmähligen Übergangsformen besteht. Daher sind wir nach unserer Dafürhaltung nicht berechtigt, diese Formen als besondere Varietäten und noch weniger als besondere Arten auszuscheiden.«

*Fritsch* erwähnt in seinem Werke *The genus Sphaeroplea* (1929.) innerhalb des Genus *Sphaeroplea* ausser der erwähnten Art *Sph. annulina (Roth) Agardh* noch folgende Arten: *Sph. wilmani Fritsch and Rich.* Der Faden ist 24—34 μ breit. In den einzelnen Zellen mehrere ringförmige Chloroplaste. Die Querwand ist dick. Oosporen kugelförmig, mit Durchmessern von 23—27 μ, in den Oogonien in einer Reihe liegend. Die Wand der reifen Oosporen ist dick, ihre Oberfläche bedeckt mit wenigen breiten, stumpfen Fortsätzen. Einhäusig. (*Fritsch* : 23. »This species is at present known from the Hart's River and from a stream at Hay, Griqualand West, also from the neighbourhood of Cape Town, and *there are some indications that a similar form has been found in Europe.*«) *Sph. tenuis Fritsch.* Die Fäden sind 8,5—15 μ breit. Die einzelnen Zellen sind sehr lang. Das Chloroplast ist in der Form von zahlreichen Querbändern zu sehen, in jedem 1—2 Pyrenoide. Die Querwand ist dünn, oft bedeckt mit einer undurchsichtigen, weisslich gefärbten Ablagerung. Die Gameten treten durch an der Zellwand entstehende Öffnungen aus. Oosporen kugelförmig, mit Durchmessern von 12—15 μ, ihre Wand dick, aussen mit zahlreichen, dicht nebeneinander stehenden Stacheln bedeckt. (*Fritsch* : »*The assignation of these spores to S. tenuis, while probably correct, requires confirmation.* This species was collected in December, 1927 by *Mr. I. H. Power* from

a spring at Niekerk's Hoop, Hay, Griqualand West.« *Nach meiner Meinung gehört die erwähnte Art Sph. tenuis nicht zum Genus Sphaeroplea.) Sph. africana Fritsch.* Die Fäden sind 42—78 $\mu$ breit. Die einzelnen Zellen sind mehr oder weniger tonnenförmig. Das Chloroplast ist netzartig, mit vielen, grossen Pyrenoiden. Die Querwand ist zusammengesetzt aus vielen abgesonderten, fingerartigen Fortsätzen, letztere von den Peripherien gegen den Mittelpunkt hin anwachsend, infolgedessen die Querwand oft nicht vollständig. Die Oosporen sind breiter als lang, mit einem, in der Median gut sichtbaren, flügelartigen Teil. Selten sind sie dreikantig. Ihre Wand ist grobkörnig, ihr Durchmesser beträgt $20 \times 12$, $27 \times 15$, $27 \times 18$, $33 \times 21$ $\mu$. *(Fritsch :* »This species is known from temporary »vleis« in the neighbourhood of Cape Town.«) *Sph. cambrica Fritsch.* Fäden 34—51 $\mu$ breit. Die einzelnen Zellen sind lang, mitunter erreichen sie die Länge von 1700 $\mu$. Chloroplast unbekannt. Querwände dünn, einfach. Oosporen elliptisch, in den Oogonien dicht beieinander liegend, auf ihrer Oberfläche mit acht von einem Pol zum anderen sich hinziehenden flügelartigen Gebilden. Zwei von diesen Flügeln verbinden die Pole, die anderen sechs aber reichen nicht bis an die Pole. Die letzteren sechs Flügel laufen oft in je eine unbedeutende Papille aus. Oosporen mit Durchmessern von $27 \times 29$, $29 \times 31$, $32 \times 34$, $38 \times 43$, $46 \times 51$, $51 \times 54$ $\mu$. *(Fritsch :* »This interesting species was found by *Prof. Lloyd Williams* in pools between sandhills at Morfa Bychnan, S. Carnarvonshire«). *Pascher* äussert sich (188) im Zusammenhang mit den von *Fritsch* beschriebenen *Sph.*-Arten folgendmermassen : »*Fritsch* hat 1929 einige neue Arten beschrieben und eine Gliederung der Gattung *Sph.* versucht. Diese Gliederung gründet sich hauptsächlich auf die Form der Sporen. Beobachtungen, die ich an sehr reichem Material von ungefähr 100 Standorten machen konnte, bestätigen im allgemeinen die Richtigkeit der *Fritsch*-schen Angaben. Es sind aber sicher noch mehr Arten vorhanden, als *Fritsch* zu beschreiben Gelegenheit hatte . . .«

## SCHRIFTTUM

*Agardh J. G.:* Systema Algarum. 1824.

*Braun A.:* Betrachtungen über die Erscheinung der Verjüngung in der Natur. 1851.

*Cienkowski:* Algologische Studien. 1. *Sphaeroplea annulina.* Bot. Zeit. XIII. 45. 777. 1855.

*Cohn F.:* Mémoire sur le développement et le mode de reproduction du *Sphaeroplea annulina.* Ann. sc. Nat. Bot. T. V. 187. 1856.

*Fresenius G.:* Über *Sphaeroplea annulina.* Bot. Zeit. IX. 13. 241. 1851.

*Fritsch F. E.:* The genus *Sphaeroplea.* Ann. Bot. 43. 1929.

*Fritsch F. E.:* The structure and reproduction of the Algae. Vol. I. 220. 1935.

*Golenkin M.:* Über die Befruchtung bei *Sphaeroplea annulina.* Bull. de la soc. d. naturalistes de Moscou. T. XIII. 343. 1900.

*Hansgirg A.*: Prodromus der Algenflora von Böhmen. T. I. 1886.
*Heinricher E.*: Zur Kenntniss der Algengattung *Sphaeroplea*. Berichte d. d. Bot. Gesellschaft. B. I. 433. 1883.
*Heering W.*: *Pascher's*: Die Süsswasserflora. H. 7. 64. 1921.
*Istvánffi Gy.*: A Balaton tudományos tanulmányozásának eredményei. 1896.
*Kirchner*: Algen aus Kryptogamenflora v. Schleisen 64. 1878.
*Klebahn H.*: Die Befruchtung von *Sphaeroplea annulina Ag.* Festschr. f. *Schwendener*. Berlin. 81. 1899.
*Kol E.*: Előmunkálatok a Nagy-Magyar Alföld moszatflórájához. Folia Cryptogamica. 2. I. 65. 1925.
*Küster E.*: Die Pflanzenzelle. 1935.
*Kützing F. T.*: Phycologia Generalis. 1843.
*Kützing F. T.*: Phycologia Germanica. 1845.
*Kützing F. T.*: Species Algarum. 1849.
*Kützing F. T.*: Tabulae phycologicae. B. III. 9. 1853.
*Langer A.*: Massenhaftes Auftreten von *Sphaeroplea Braunii. (Kütz.)*. Folia Cyrptogamica. 6. Num. I. Vol. 625. 1928.
*Lowe C. W.*: Freshwater Algae of Central Canada. Trans Roy. Soc. Canada 3 Ser. XVIII. 1924.
*Meyen F. J.*: Neues System der Pflanzen-Physiologie. III. B. 434. 1839.
*Meyer R.*: Entwicklungsgeschichte der *Sphaeroplea annulina Ag.* Bull. de la soc. imp. d. naturalistes de Moscou. T. IX. 60. 1906.
*Oltmanns F.*: Morphologie und Biologie der Algen. B. I. 382. 1922.
*Palik P.*: Kernteilung bei *Hydrodictyon utriculatum Roth.* Index Horti Bot. Univ. Budapestinensis. Vol. VII. 150. 1949.
*Pascher A.*: Über geisselbewegliche Eier, mehrköpfige Schwärmer und vollständigen Schwärmerverlust bei *Sphaeroplea*. Beihefte zum Botanischen Centralblatt. Band LIX. Abteilung A. 188. 1939.
*Petkow St.*: Deux genres nouveaux pour la Flora algologique de Bulgarie. Bull. la soc. Bot. de Bulgarie. Vol. VI. 120. 1934.
*Roth A. G.*: Catalecta Botanica. III. 214. 1806.
*Schiffner V.*: Die Stellung von *Sphaeroplea* im System. Ungar. bot Blätter. 12. 288 .1913.
*Skuja H.*: Beobachtungen an einer *Sphaeroplea annulina (Roth) Ag.* Vegetation in Lettland. Acta Horti Botanici Univ. Latviensis. II. 37. 1927.
*De Toni J. B.*: Sylloge *Chlorophycearum*. Vol. I. 94. 1889.
*Treviranus L. C.*: Noch einige Worte über *Byssus Flos Aquae L.* Linnaea. B. II. Jahrg. II. 1. 1844.

Tabula I.

*Fig. 1.*

Endspitze eines jungen Fadens. Die gefärbten Zellkerne und Pyrenoide sind gut zu sehen. (500 : 1)

*Fig. 2.*

Die Bildung der Eizellen im Oogonium ist noch im Gange. eine fertige Eizelle verschmilzt mit dem Spermatozoid. (450 : 1)

*Fig. 3.*

Teilstück eines jungen Fadens mit gefärbten Zellkernen (400 : 1)

*Fig. 4.*

Dasselbe. (400 : 1)

*Fig. 5.*

Eizellen im Oogonium in mehreren Reihen gelagert. In ihnen Zellkerne und Pyrenoide. (300 : 1)

*Fig. 6.*

Die Eizellen sind im Oogonium in zwei Reihen gelagert. In ihnen sind die aus je 5 Chromosomen bestehenden Gruppen stellenweise gut zu unterscheiden. (300 : 1)

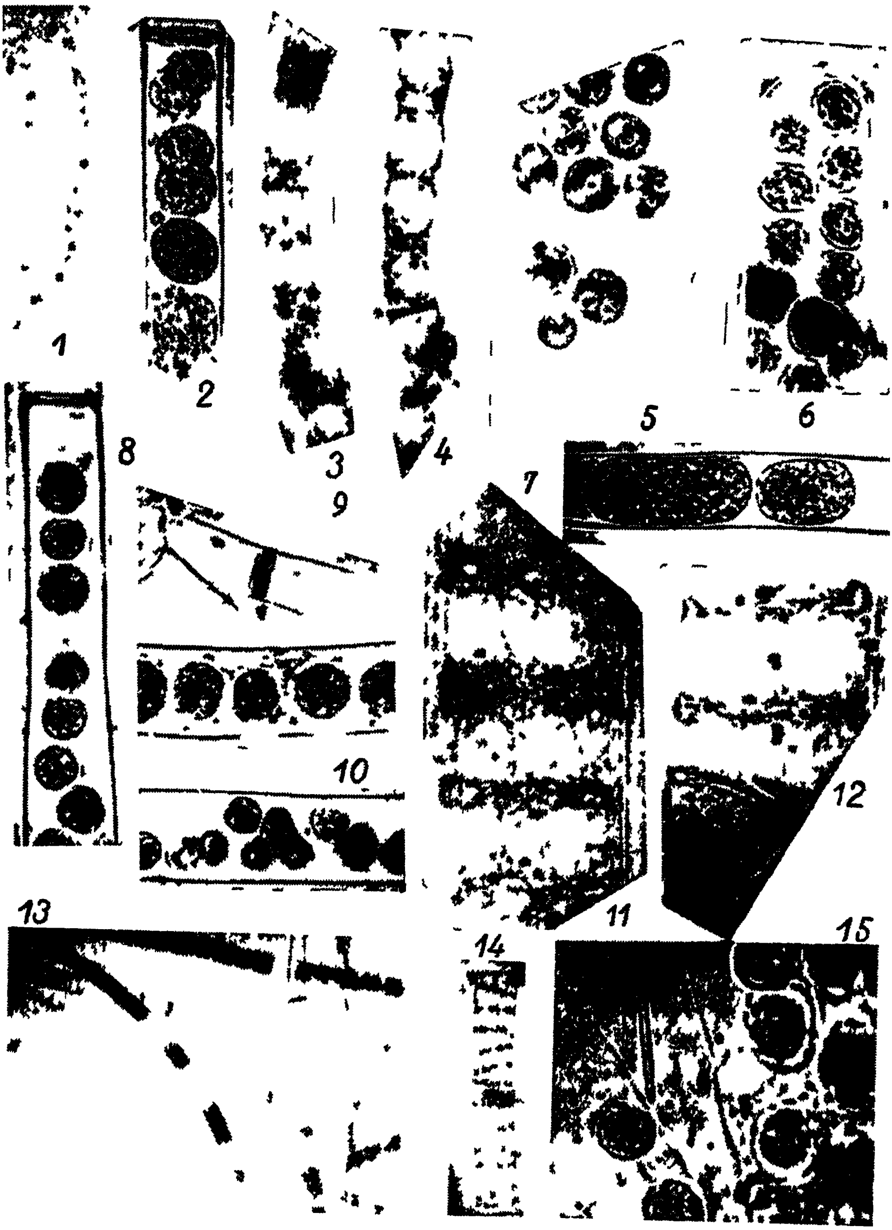
*Fig. 7.*

Eizellen von verschiedener Grösse. (400 : 1)

*Fig. 8.*
Eizellen in einer Reihe, mit dünnen Hüllen an der Oberfläche. (300 : 1)
*Fig. 9.*
Zwischen den Nachbarzellen eine Klebeschicht, die die Farbstoffe besser annimmt. (300 : 1)
*Fig. 10.*
Eizellen in zwei Reihen, mit gefärbten Zellkernen. (210 : 1)
*Fig. 11.*
Teilstück von einem älteren Faden. Die benachbarten Plasmaringe sind durch Plasmabrücken verbunden. Die gefärbten Zellkerne und Pyrenoide sind gut zu sehen. (400 : 1)
*Fig. 12.*
Dasselbe. (400 : 1)
*Fig. 13.*
Eizellen verschiedener Grösse, neben ihnen mehrere sehr kurze, bereits entleerte Antheridien. (100 : 1)
*Fig. 14.*
Teil eines jungen Fadens. (300 : 1)
*Fig. 15.*
Eizelle und Spermatozoid nebeneinander. (600 : 1)

Tabula II.

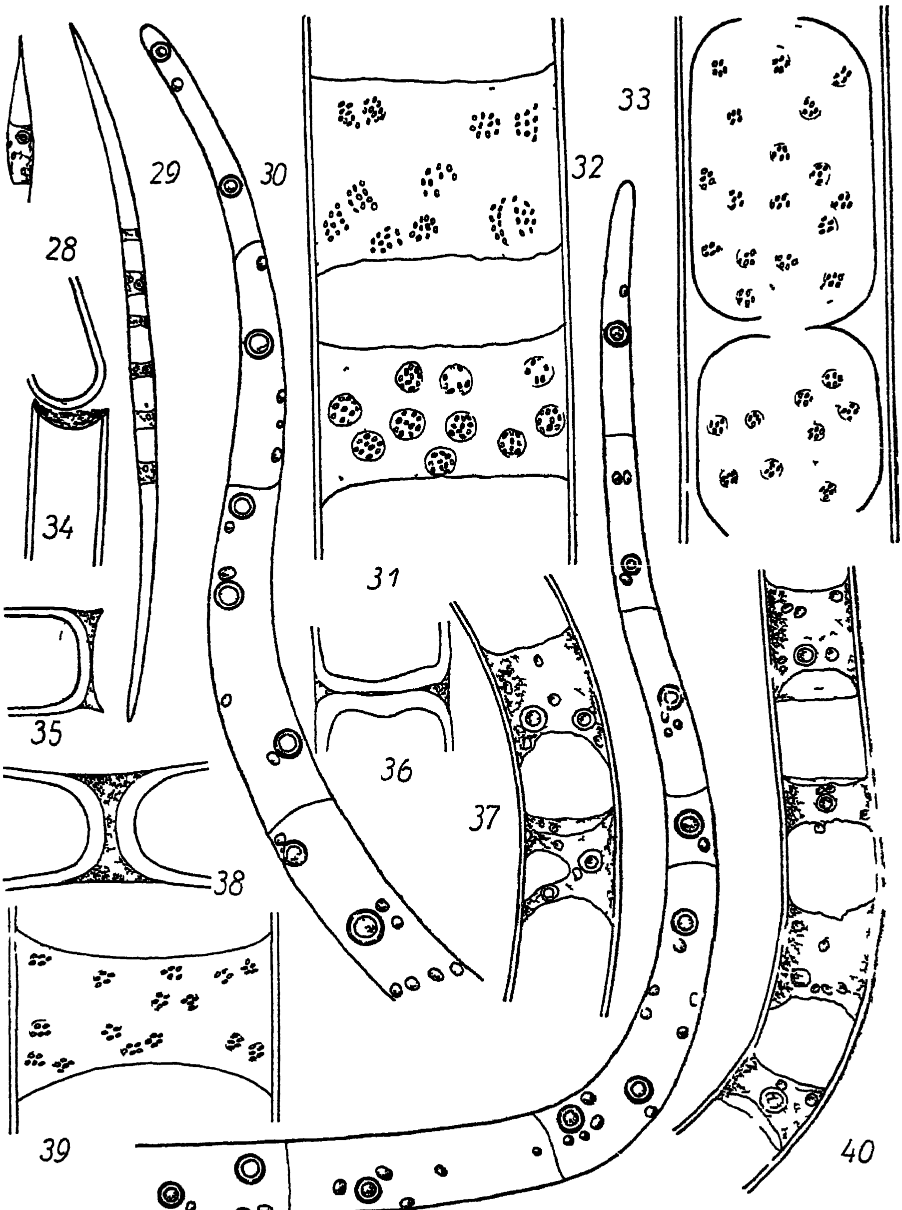
*Fig. 16.*
Oogonium mit Oosporen, über ihm Antheridium mit Spermatozoiden. (200 : 1)
*Fig. 17.*
Spermatozoide im Antheridium. (500 :1)
*Fig. 18.*
Verspätete Spermatozoide ; die Befruchtung hat sich schon vollzogen, die Eizellen sind in Oosporen verwandelt. Die Öffnung an der Wand des Oogoniums ist deutlich zu sehen. (300 : 1)
*Fig. 19.*
Die äussere, schon abgestreifte Hülle der Oosporen, neben den kolbenkopfförmigen Oosporen. (300 : 1)
*Fig. 20.*
Eizellen verschiedener Grösse, in ihnen sind die aus je 5 Chromosomen bestehenden Gruppen deutlich zu erkennen. (300 : 1)
*Fig. 21.*
Oosporen und Eizellen. In den letzteren die aus je 5 Chromosomen bestehenden, stärker gefärbten Gruppen. (300 : 1)
*Fig. 22.*
Kolbenkopfförmige Oosporen, neben ihnen die äusseren, bereits abgestreiften Hüllen deutlich zu sehen. (300 : 1)
*Fig. 23.*
Oosporen ; die Öffnung an der Oogoniumwand gut zu erkennen. (250 : 1)
*Fig. 24.*
Teilstück einer Rieseneizelle (90 $\mu$ lang), neben ihr drei Eizellen verschiedener Grösse, in ihnen die stärker gefärbten Chromosomgruppen. (360 : 1)
*Fig. 25.*
Die Oosporen liegen im Oogonium in einer Reihe. (170 : 1)
*Fig. 26.*
Die Oosporen sind im Oogonium in drei Reihen gelagert. (300 : 1)
*Fig. 27.*
Oosporen im Oogonium ; in der Wand des letzteren eine grosse Öffnung. (400 : 1)



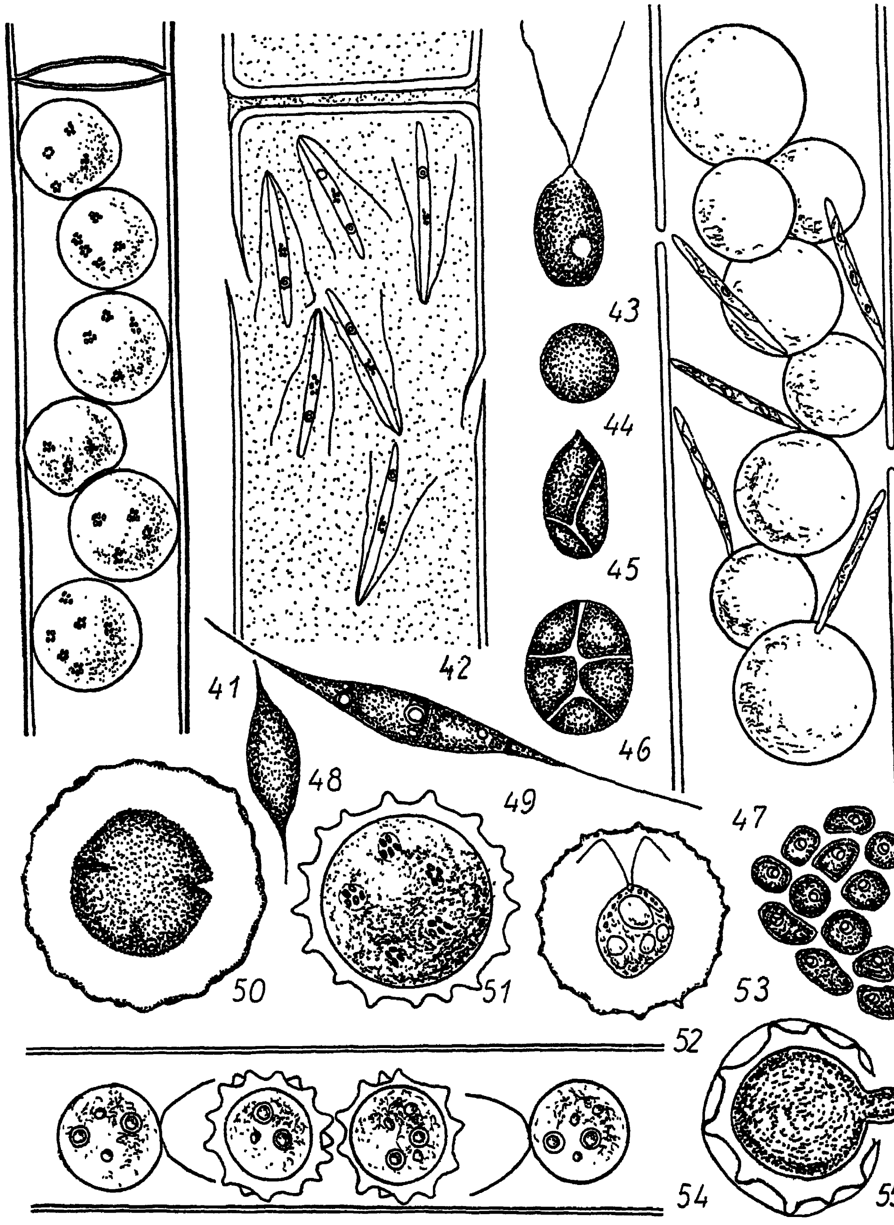

Tabula I




Tabula II




Tabula III




Tabula IV.

Tabula III.

*Fig. 28.*
Junges zweispitziges Pflänzchen. (500 : 1)

*Fig. 29.*
Dasselbe. (500 : 1)

*Fig. 30.*
Teil eines zweispitzigen Fadens mit Zellkernen und Pyrenoiden. (350 : 1)

*Fig. 31.*
Sich teilende Zellkerne. Im unteren Plasmaring die sich teilenden Zellkerne im »Diakinesis« Stadium. (760 : 1)

*Fig. 32.*
Dasselbe wie Fig. 30. (350 : 1)

*Fig. 33.*
Nach Vollendung der Reduktionsteilung in der Herausbildung befindliche Eizellen mit vielen Zellkernen und in den letzteren je 5 Chromosomen. (650 : 1)

*Fig. 34.*
Klebeschicht zwischen Nachbarzellen. (450 : 1)

*Fig. 35.*
Dieselbe. (500 : 1)

*Fig. 36.*
Dieselbe. (500 : 1)

*Fig. 37.*
Teilstück eines jungen Fadens. (400 : 1)

*Fig. 38.*
Klebeschicht zwischen benachbarten Zellen. (500 : 1)

*Fig. 39.*
Plasmaring vor Spermatozoidenbildung mit zahlreichen Zellkernen. In den Zellkernen je 5 Chromosomen. (650 : 1)

*Fig. 40.*
Teil eines jungen Fadens mit Plasmaringen. (400 : 1)

Tabula IV.

*Fig. 41.*
Eizellen im Oogonium, in ihnen aus je 5 Chromosomen bestehende Gruppen (500 : 1)

*Fig. 42.*
Spermatozoide im Antheridium, in ihnen je 5 Chromosomen und Pyrenoide. An der Wand des Antheridiums einrissartige Spalten. (600 : 1)

*Fig. 43.*
Einbei der Keimung der Oospore-freigewordener Schwärmer. (1000 1)

*Fig. 44.*
Abgerundeter Schwärmer im Ruhezustand. (670 : 1)

*Fig. 45.*
Keimung des vorigen, das Plasma schon gegliedert. (1000 : 1)

*Fig. 46.*
Dasselbe wie Fig. 45. ein späterer Zustand. (1000 : 1)

*Fig. 47.*
Vakuolen i m Antheridium mit sich bewegenden Spermatozoiden. (700 : 1)

*Fig. 48.*
Junges zweispitziges Pflänzchen. (600 : 1)

*Fig. 49.*
Dasselbe in etwas mehr entwickeltem Zustand. (600 : 1)

*Fig. 50.*
Keimende Oospore, das Plasma gliedert sich in Teile. (1000 : 1)

*Fig. 51.*
Viele Zellkerne in den entwickelten Oosporen, mit 5 Chromosomen in jedem Zellkern. (Die Oosporen habe ich 1—2 Minuten lang in essigsaurer Karminlösung gekocht.) (1000 : 1)

*Fig. 52.*
Es hat sich ein einziger Schwärmer in der Oospore gebildet. (830 : 1)

*Fig. 53.*
Das Plasma des Antheridiums hat sich in Spermatozoiden-Ansätze gegliedert. (700 : 1)

. *Fig. 54.*
Eizellen und kolbenkopfförmige Oosporen, bei den letzteren Reste der äusseren, schon abgestreiften Hülle. (520 : 1)

*Fig. 55.*
Die Eizelle verschmilzt mit dem Spermatozoid, während an der anderen Seite der Eizelle die für die Oospore charakteristische dicke Zellwand bereits entwickelt ist. (830 : 1)

## ЭТЮДЫ SPHAEROPLEA

Пирошка Палик
Институт Систематики Растений Будапештского-ун.-та им. Этвеш Лоранд

### (Резюме)

Под *Sphaeroplea* принадлежит к семье *Sphaeropleaceae* ряда *Siphonocladiales?* группы *Chlorophyceae* (зеленые водоросли). (Ольтманнс I. 328). В последние время Фрич (1935. 220.) упоминает эту семью, как принадлежащую к подгруппе *Sphaeroplinae* ряда *Ulothrichales*. Из более старых авторов Шиффнер указал что место ее должно быть в ряду *Volvocales*. Они представляют собой многоклеточные не разветвляющие нити, живущие в пресной воде содержающей кальций и особенно любят легко высыхающие мелкие воды. Нити частью плавают на поверхности воды, частью находятся в воде.

8. мая 1947 г. в одном из находящихся на открытом воздухе бассейнов ботанического сада я обнаружил эти интересные водоросли в очень большом количестве. В упомянутом бассейне цвели различные роды *Nymphaea*. Температура воды колебалась между 22—23°C, концентрация водородных ионов была 7,5, что значит реакция воды была слабо щелочной. Из части собранных там нитей *Sphaeroplea* я приготовлял много культур и наблюдал за их дальнейшим развитием. В развитых нитях клетки скоро превратились в оогонии, и в них образовалось много неподвижных яйчных клеток. Пашер указывает (191), на то что ему подчас приходилось видеть котракционные вакуоли в яичных клетках, а иногда и два жгутика на поверхности последних ; я однако, хотя и исследовал несколько тысяч яичных клеток в течении многих лет в окрашенном, а также и в живом виде, но контрапионных вакуоли и жгутиков на поверхности никогда не находил. В процессе дальнейшего развития другие клетки нитей превращались в антеридий. Образовавшиеся в последних желтые клинообразные сперматозоиды достигали длину 33—34—36, и даже 37 микронов. На рисунках, использованных в последствии и другими исследователями, сперматозоидов Кон изображал слишком маленькими в сравнении с яичными клетками.

Редукционное деление клеточного ядра происходило до образования половых клеток, т. е. яичных клеток ; значит оогоний и антеридий и являются гонотохонтом. Вегетативная клетка сама диплоидна с 10-ю хромосомами, в то время как яичная клетка и сперматозоида гаплоидны с 5-ю хромосомами. Фрич хотя и не вел исследования в этом направлении, думаем, что нет сомнения в том, что редукционное деление происходит после оплодотворения, т. е. в находящемся в ооспоре синкарионе. Также высказался и Патер (212), хотя и он не вел наблюдений в этом направлении.

Более старые авторы (Кюцинг, Кирхнер, Тансгирг, Де Тони, Клебан и. др.) различают несколько видов рода *Sphaeroplea* т. е. разновидостей на основании длины и ширины их вегетативных клеток, диаметра и цвета яичных клеток, затем по размещению яичных клеток в оогониях в 1—2 или больше рядах, и кроме этого по толщине находыщихся в нитях поперечных перегородок.

В курсе моих исследований я установил, что из этих родов и разновидностей отклоняется от типа лишь Sph. Annul na (Roth). Ag. var. crassi*sesta* Heinr. благодаря своим толстым поперечным перегородкам; дальше отклоняется от типа описанная Петковым *var. lata* (100 –180 микр.) с особенно большими клетками.

Найденные в Будапештском Ботаническом саду нити являются типичными нитаями *(p*h. *annulina* (*Roth*) *Ag.*

Недавно Фрич в своей работе; The genus Shaeroplea (1929) отличает кроме рода *Sph. Annulina* (*Roth*) *Ag.* еще роды *Sph. Wilmani Fritschet* × *Rich.* (Африка), Sph. ten us (Африка), *Sph. africana* Fritsch (Африка) и *Spf. cambrica* Fritsch (Англия), главным образом на основании толщины поперечных перегородок, формы и диаметра ооспор.

По моему мнению из последних родов, род Sph. tenius Fritsch, а нельзя причислить к генусу *Sphaeroplea*, так как там по описанию Фрича размужение по всей вероятности происходит гаметами, освободившимися из клеток.

В веснах 1948, 1949 и 1950 гг. я также находил в Будапештском Ботаническом саду нити *Sphaeroplea annulina* в больших массах в ткани нитей Spirogyra, а именно в расположенных на пространстве четырех разных бассейнах.

# DIE ENTWICKLUNG DER WURZEL VON STRATIOTES ALOIDES L.

von *Mihály Maróti*
Pflanzenphysiologisches Institut der Eötvös Loránd Universität Budapest.

(Eingegangen am 20. V. 1950.)

In der neueren Fachliteratur finden wir nur sehr wenige Werke, die die Entwicklung der Wurzeln eingehend behandeln. Die Forscher befassen sich eher mit der Entwicklung und Physiologie des Stengels oder des Blattes, neuerlich in erhöhten Masse mit der der Blüte und in Verbindung mit dieser mit der Entwicklung und Physiologie der Fruchtbildung. Die Untersuchungen, die die Wurzel betreffen, beziehen sich hauptsächlich auf die wurzelbildenden Hormone.

Um einzelne physiologische Erscheinungen richtig beurteilen zu können, ist vor allem eine vollkommenere Kenntnis der Pflanze notwendig ; deswegen untersuchten wir geneuer den Verlauf der Entwicklung der Wurzel.

Zur Durchführung derartiger Untersuchungen eignen sich besonders die Wasserpflanzen.

Die hier mitgeteilte Untersuchung betrifft neue Einzelheiten der Entwicklung der Wurzel von *Stratiotes aloides* — Wasserschere — *(Hydrocharitaceae)*.

Am Anfang der Untersuchungen unterstützte uns in der heimischen Literatur nur der Aufsatz von *Veres* (1908). In diesem berichtet er über die anatomischen und ökologischen Verhältnisse der *Stratiotes*, das Problem der Wurzel aber berührt er darin nur kurz. Die übrigen Daten sind hauptsätlich soziologische, pflanzengeographische oder palaeontologische Angaben. Von den ausländischen Verfassern boten *Irmisch* (1865), *Schenk* (1866), *Kirchner—Graebner* (1908), *Schürhoff* (1926) usw. Angaben zur Kenntnis der Stratiotes. In den Ausführungen *Arber*'s (1914 und 1925), sowie *Guttenberg*'s (1940) finden wir auch solche Hinweise, die sich auf die Wurzel beziehen, die Auswertungen sind aber einander einigermassen wiedersprechend.

Unsere Untersuchungen berichtigen und ergänzen die Feststellungen der erwähnten Verfasser.

Einen Teil des im Botanischen Garten der Budapester Universität und im Freien gesammelten Materials fixierten wir in einer Karpetschenko-Nawaschin-schen Lösung ; den Rest untersuchten wir im lebenden Zu-

stand. Aus den fixierten Wurzeln wurden mittels des bekannten Paraffin-Verfahrens 8 $\mu$ dicke Schnitte verfertigt, die mit Ehrlich-schen sauren Hämatoxylin und Weigert-schen Hämatoxylin gefärbt wurden.

Zur richtigen Beurteilung der Wurzelstruktur müssen wir in erster Linie die Entstehung der gewebebildenden Elemente, der sog. Histogenia beobachten. Wie bekannt, spricht *Hanstein* von drei Histogenia, u. zw. vom Dermatogen, dem Periblem und dem Plerom. Zu diesen reiht *Janczewski* als vierten, das Kalyptrogen. Die Möglichkeit der Charakterisierung der verscheidenen Typen hängt davon ab, aus wie vielen Initialzellen die Histogenia entstehen, und weiters, wie sich ihr Verhältnis zueinander später gestaltet.

Abweichend von den, sonst für die Familie der *Hydrocharitaceae* charakteristischen Gestaltungen, sondern sich in der Wurzelspitze der *Stratiotes* nicht vier Histogenia ab. Gut sichtbar ist das Plerom, in dessen Spitze sich die Initialzellen in zwei übereinander liegenden Schichten inselartig lagern. Aus der äusseren Reihe dieser Zellen — sich abschnittsweise periklinal abtrennend — entwickelt sich das (die Wurzelhaube bildende) Kalyptrogen. Aus der inneren Zellschicht bildet sich teilweise das Dermatogen, später das Hautgewebe, — teilweise das Periblem, welches später in die primäre Rinde übergeht. Diese Struktur weicht etwas von der *Hayward*'schen Einteilung ab, nach der diese Anordnung die Familie der *Liliaceae* charakterisiert. (Fig. 1.)

In der Umwandlung der Histogenia zu Dauergeweben sind sehr interessante Momente zu beobachten. Auf diese richtete sich hauptsächlich unser Interesse; deshalb befasst sich die vorliegende Arbeit mit diesem Entwicklungsgang.

Die charakteristische Zellschicht des Dermatogens unterscheidet sich scharf von den Zellen des Periblems, sowie auch von der Schicht der Wurzelhaube. Die Dermatogenzellen sind gross, auch ihr Kern ist auffallend gross und färbt sich stark. Von der Spitze sich entfernend dehnen sich die anfangs isodiametrischen Zellen senkrecht auf die Richtung der Wurzelachse aus. Das Zytoplasma und der Kern dieser Zellen wachsen im Verlaufe der Entwicklung im Verhältnis zu den der ungebenden Zellen stark an. Sich von der Wurzelspitze entfernend verbreitert sich die eine und die andere dieser Zellen mehr als ihre Nachbarzellen und wird auf dieser Weise zu einer Wurzelhaarzelle. Diese Zellen werden in der Literatur als Trichoblaste bezeichnet. Nach *Guttenberg* kommen Trichoblaste nur auf solchen Wurzeln vor, deren Dermatogen und Periblem aus gemeisamen Initialzellen entstehen. Wenn das Meristem des Hautgewebes sich aus separaten Initialen entwickelt, ist jede Zelle des Hautgewebes der Wurzel

dazu geeignet, sich in ein Haargebilde zu umwandeln. Die Trichoblaste der *Stratiotes* entfernen sich infolge der Streckung der Wurzel, allmählich voneinander. (Fig. 2. u. 3.)

Die Initialzellen der Wurzelhaare sind in der Nähe des Vegetationskegels schon frühzeitig erkennbar. Die Entwicklung der Wurzelhaare ist von bestimmten Bedingungen abhängig. Diese Bedingungen sind, dass weder die Kalyptra, noch Kutikula die Wurzel deckt ; eine weitere, mit diesen zusammenhängende Vorauszetzung ist, dass die Wurzel im Dunkeln wächst. Die von *Cormack* (1937) mit *Elodea canadensis* ausgeführten diesbezüglichen Versuchen, wie auch die, die wir an *Stratiotes* unternahmen, bestätigen die Gültigkeit dieser Bedingungen. Nach *Cormack* wirkt die photosynthetische Oxygenproduktion der grünen Wurzelzellen auf die Entwicklung der Kutikula, die sodann die Entstehung der Wurzelhaare verhindert.

An der *Stratiotes* kommen zweierlei Wurzeln vor, solche mit Wurzelhaaren bedeckte und haarlose. Letztere können mit der Zeit, wenn die vorhinerwähnten Voraussetzungen eintreffen, Haare entwickeln. Solange die Wurzel frei, auch von Licht betroffen, im Wasser schwebt, enthält sie Chloroplaste und Anthocyan. Wenn sie aber den lockeren Grund des Beckens erreicht, wächst sie tief in diesen ein, entfärbt sich und bildet im Dunkel Wurzelhaare und dann gibt es an ihr auch keine Kutikula mehr.

Die Feststellungen *Cormack*'s, die er an *Elodea canadensis* machte, und die unseren an *Stratiotes*, stimmen ziemlich überein ; an beiden Planzen zeigt der Einfluss des Lichtes ähnliche Folgen auf die Entwicklung der Kutikula bzw. in der Hemmung der Wurzelhaarbildung.

Diese Feststellungen wurden auch durch Versuche unterstützt. In einem undurchsichtigen Gummischlauch züchteten wir eine anfänglich grüne, 1 cm lange, haarlose Wurzel. Nach zehn Tagen wuchs sie ca 10 cm, verlor ihr Chlorophyll und war mit Wurzelhaaren bedeckt. Es ist wohl offensichtlich, dass bei *Stratiotes* nicht der mechanische Kontakt mit dem Erdboden oder dessen chemischer Einfluss die Entwicklung der Wurzelhaare anregt, sondern, dass hiebei sicherlich das Fehlen des Lichtes das Entscheidende ist.

In der Auswertung der erwähnten Erscheinungen gelangten wir also zur Frage der Rolle des Lichtes und des Chlorophylls. Wenn wir, nach *Cormack*, die Entwicklung des Chlorophylls durch Dosierung von Aethylen verhindern und dabei achten, dass wir die Wurzel im Wachstum nicht beeinflussen, so bildet sich keine Kutikula und die Behaarung tritt auch bei Licht hervor. Das Licht ist also nicht die unmittelbare Ursache der Verhinderung. Vielleicht können wir annehmen, dass das in der Kohlen-

dioxydassimilation erzeugte Oxygen die Entwicklung der Kutikula anregt, die ihrerseits die Verhinderung der Haarbildung verursacht. Es ist aber auch denkbar, dass das Chlorophyll selbst die Entwicklung der Kutikula — auf eine andere Weise — fördert; jedenfalls dürfen wir wohl von der unmittelbaren Wirkung des Oxygens auf diesen Teilverlauf der Organisierung sprechen. Um die Sachlage auch experimentell ein wenig besser zu ergründen, liessen wir den im Dunkel gezüchteten Wurzeln Oxygen zukommen und setzten voraus, dass sich Kutikula bilden und die Haarentwicklung ausbleiben müsse, obwohl die übrigen Umstände des Versuches diese unterstützten. Bis nun konnten wir aber, hauptsächlich wegen technischen Schwierigkeiten, diese wichtige Frage nicht mit Sicherheit entscheiden. Mit der Vervollkommung der Methode ist eine beruhigende Lösung dieser Frage wohl zu erhoffen.

Die junge Wurzelhaarzelle ist mit körnigem Plasma gefüllt, der Zellkern ist gut sichtbar. Am Grundteil finden wir zentripetale, verzweigte zapfenförmige Verdickungen. Das junge Haar ist im Beginn des Wachstums stumpf kegelförmig, später wird es spitz und steif; manchmal wächst es bis zu 1—1,5 cm Länge. Allmählich werden im Inneren der Haarzelle die Zellwandverdickungen deutlich wahrnehmbar. Die Wand der Haargebilde ist schwach doppelbrechend; die Lichtbrechung der Zäpfchen ist grösser als die des Wassers, doch ist ihre Doppelbrechung sehr schwach. Senkrecht auf ihre Hauptachse verstärkt sich etwas ihre Doppelbrechung und all dies weist darauf hin, dass die innere Struktur der Verdickungen mehrminder geordnet ist. (Fig. 4.)

In den Folgenden beschäftigen wir uns mit dem Periblem und mit der Gestaltung der sich aus diesem entwickelnden Rinde. Zwischen die sich von der Spitze entfernenden, aus gemeinsamen Initialen entwickelnden Zellreihen schalten sich immer neue Zellreihen ein. Abweichend von der Ansicht *Arber's* nahmen wir normale mitotische Zellteilungen, nicht Amitosen, wahr; *Guttenberg* und *Schürhoff* setzten ebenfalls mitotische Zellteilungen fest.

In der Entwicklung des Periblems, bzw. in der schon vollendeten primären Rinde, lassen sich drei verschiedene Schichten unterscheiden. In der ersten, an das Dermatogen grenzenden Region, d. h. in der äussersten Schicht des Periblems, sind die Zellen in einander gekeilt, sie haben also keine Zwischenräume. Die zweite, mittlere Schicht, hat eine lakunäre Struktur, ihre Zellen sind in Reihen geordnet; zwischen den Reihen können aber grössere Höhlungen entstehen. Die innerste Schicht, die an die Endodermis grenzt, setzt sich wieder aus ziemlich eng schliessenden Zellenreihen zusammen. (Fig. 5.)

Vom Gesichtspunkt der Entwicklung betrachtet, ist von den drei Schichten der Rinde besonders die mittlere der Beachtung wert, weil sich in dieser das für die Wasserpflanzen charakteristische lakunäre System entwickelt.

Die voneinander stammenden Zellen, bzw. die parallel sich bildenden Zellreichen entwickeln sich in der Längsrichtung zu Gewebeplatten und wachsen ungleichmässig. An einigen Stellen geht die Zellteilung schneller, an anderen langsamer vor sich, ebenso auch das Wachstum. Demzufolge werden die miteinander in Berührung stehenden parallelen Schichten ungleich lang. Solcherart entsteht an einzelnen Stellen der benachbarten Schichten eine Spannung, die stellenweise eine Abtrennung einzelner Zellen, das Entstehen grosser Zwischenräume zwischen diesen, das heisst, die Bildung von Interzellularen verursacht. Mit dem Wachsen der ganzen Wurzel entsteht so das bereits schon erwähnte lakunäre System. Dieses Lakunarsystem erscheint im Längsschnitt der Wurzel netzartig; im Querschnitt ist es einem radiären System ähnlich. (Fig. 5., 6. u. 7.)

Nach den (von *Guttenberg* zitierten) Meinungen *Scott*'s und *Wager*'s, die das lakunäre Aerenchym der Wasserpflanzen untersuchten, entstehen diese Höhlungen dadurch, dass sich die angrenzenden Zellen ursprünglich tangential teilen. Das radiäre Bild des Querschnittes — in dem die Zellen sich voneinander umsomehr entfernen, je mehr sie sich dem Rande nähern — scheint diese Auffassung zu unterstützen. Wenn wir hingegen das sich in Längsschnitt der Wurzel zeigende lakunäre Netz, sowie die auffindbaren Zellteilungsrichtungen betrachten, bleibt es kaum zweifelhaft, dass wir uns die Gewebeentwicklung, wenigstens teilweise, abweichend von den vorerwähnten Verfassern erklären müssen. Die Zellteilung erfolgt daher schwerlich tangetial, d. h. die neuen Zellwände sind nicht zur Wurzelachse parallel, sondern die Zellteilung vollzieht sich derart, dass die neuen Wände zur Längsachse senkrecht zu stehen kommen. Auf diese Weise enstehen die erwähnten Spannungen, die die Bildung der Lakunen hervorrufen. (Fig. 8.)

Wir müssen auch noch bemerken, dass wir das von *Kirchner—Graebner* erwähnte Querdiafragma in unserem Material nicht beobachten konnten; die Existenz eines solchen, unserer Auffassung nach, ist auch kaum möglich.

In physiologischer Hinsicht können wir annehmen, dass die Bildung der lakunären Struktur in Verbindung mit dem Gasaustausch steht. Es entschliesst sich uns noch die Frage, ob die jahreszeitliche vertikale Lageänderung der *Stratiotes* d. h. ihr Herabsinken auf den Grund und ihr Auftauchen, ausser mit der Veränderung des spezifischen Gewichtes,

auch mit dem Zusammenschrumpfen der Wurzel erklärbar ist? Für diese Möglichkeit kann die lakunäre Struktur als geeignet angesehen werden.

Aus dem dritten Histogenium, dem Plerom, entwickelt sich die Stele. Die Endodermis (und der Perizyklus) bilden eine ziemlich scharfe Grenze zwischen der eigentlichen Rinde und der Stele. Einen grossen Teil der Stele nehmen die Leitelemente ein. Ihre Anordnung ist unregelmässig genug, kann aber als polyarchisch bezeichnet werden. An der äusseren Stellen der Stele wechseln die Protoxylemelemente mit den Bastenteilen des Phloëms ab. Tiefer finden wir die Metaxylemelemente, die durch Parenhymzellen voneinander getrennt sind. Das Phloëm bildet der Hauptsache nach, Siebröhren und Geleitzellen. Die Mitte der Stele füllen grosse Parenhymzellen aus.

*Veres* erwähnt im Wurzelgewebe Ölgang; doch fanden wir diesbezüglich keine weitere Angaben in der Literatur und auch unsere bisherigen Untersuchungen konnten diese Behauptung nicht bestätigen.

## ZUSAMMENFASSUNG

Die Entwicklung der Wurzelspitze der *Stratiotes aloides* L. weicht von dem, für die Familie charakteristischen Bild ab, nachdem in ihr nur drei und nicht vier gewebebildenden Schichten wahrnehmbar sind. Einzelne Zellen des Hautgewebes der Wurzel, die sog. Trichoblaste, entwickeln sich nur dann zu Wurzelhaaren, wenn sie nicht über genügend Oxygen verfügen. Die die Wurzel charakterisierende lakunäre Struktur kann auf die ungleiche Zellteilung das ungleiche Wachstum der Zellen zurückgeführt werden.

Die Aufnahmen und Vergrösserungen wurden von meinem Chef, Herrn Prof. Dr. *F. St. Gimesi* verfertigt, wofür ich auch an dieser Stelle bestens danke.

## LITERATUR

1. *Arber, A.*: 1914. On root development of *Stratiotes L.* Proc. Cambridge Phil. Soc. 17.
2. *Cormack, R. G. H.*: 1937. The development of root hairs by *Elodea canadensis.* New Phytol. *36*; 19—25.
3. *Guttenberg, v. H.*: 1940. Der primäre Bau der Angiospermenwurzel. Berlin. Abt. II., T. 3., Bd. VIII.; 187—206.
4. *Hayward, H. E.*: 1938. The structure of economic plants. New York; 44—48.
5. *Irmisch, Th.*: 1865. Beitrag zur Naturgeschichte des Stratiotes aloides. Flora XXIII.; 81—91.
6. *Kirchner—Loew—Schröter*: 1908. Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Stuttgart. Abt. 1., Bd. I.; 696—707.
7. *Linsbauer, K.*: 1930. Handbuch der Planzenanatomie. Die Epidermis. Berlin. Abt. I., T. 2., Bd. IV.; 176—186.
8. *Schürhoff, P. H.*: 1926. Die Zytologie der Blütenpflanzen. Stuttgart; 428.
9. *Veres, M.*: 1908. Adatok a *Stratiotes aloides L.* ismeretéhez. Budapest; 1—39.

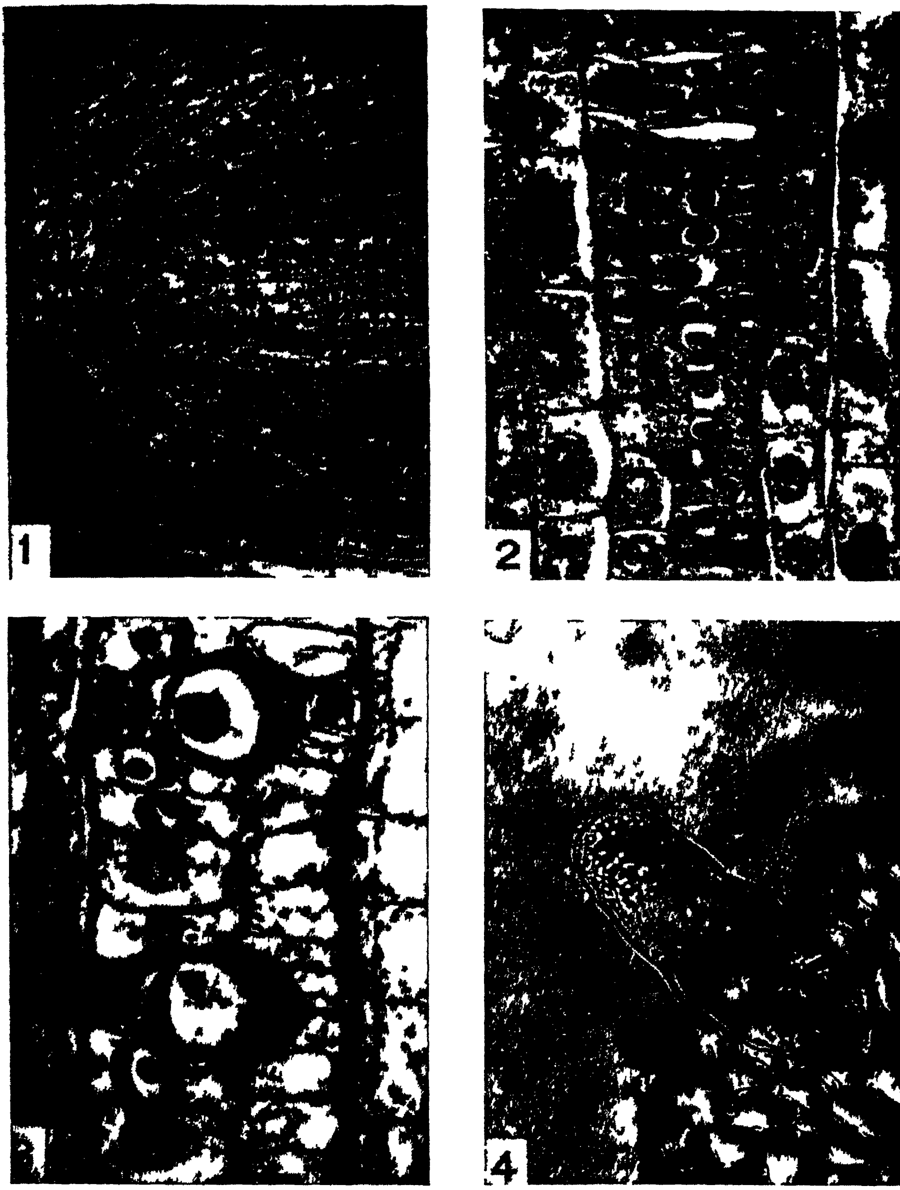
## РАЗВИТИЕ КОИЧИКА КОРИЯ STRATIOTES ALOIDES

Михаил Мароти

Институт Уизиологии Растений Будапештского ун-та им. Этвес Лоранд

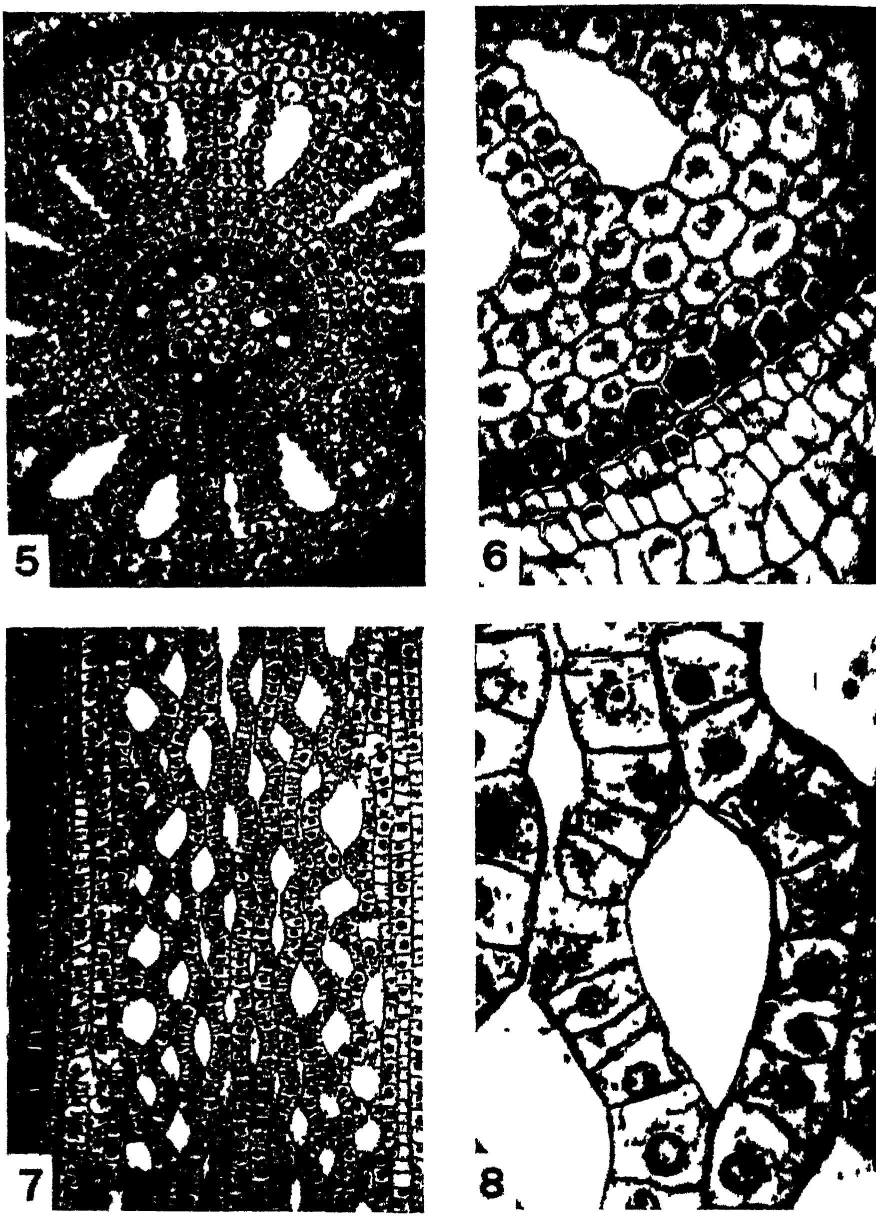
(РЕЗЮМЕ)

Развитие кончика корня »Stratiotes aloides *L.*« отличается от характерной для этой семы картины тем, что в нем заметны три, а не четыре тканесозидательных слоя. Отдельные клетки главной ткани корня, — так назвываемая трихобласты — образуют только тогда корневые волосы, если они не располагают достаточным кислородом. Характерная для корня лакунарная структура, объясняется неодинаковым распределением и неравным ростом клеток.



Tafel I

*Figur 1* Langsschnitt durch die Wurzelspitze Vergr 150 ×
*Figur 2* Die Zellschicht des Dermatogens Vergr 505 ×
*Figur 3* Trichoblaste des Dermatogens Vergr 540 ×
*Figur 4* Das junge Haargebilde der *lebenden* Wurzel Vergr 500 ×




Tafel II.
*Figur 5.* Durchschnitt der lakunären Wurzel. Vergr.: 190 ×
*Figur 6.* Die Vergrosserung des lakunären Wurzelteiles. Vergr.: 320 ×
*Figur 7.* Langsschnitt der lakunären Wurzel. Vergr.: 100 ×
*Figur 8.* Die Entstehung des lakunären Systems. Vergr.: 550 ×

# DER EINFLUSS DER LICHTVERHÄLTNISSE AUF DIE AUSBILDUNG DER TIEFENBIOCOENOSEN

*Gábor Szemes*
Botanisches Forschungsinstitut Vácrátót.
(Eingegangen am 3. IX. 1950.)

Über die Bacillariaceen-Vegetation des Lunzer Seengebietes liegt eine ausführliche Mitteilung von *Fr. Hustedt* (1922) vor, während die Verteilung und Periodizität des Bacillariaceen-Planktons von *F. Ruttner* (1929/30) untersucht wurde.

Die vorliegende Mitteilung bezieht sich lediglich auf die auf untergetauchten, in grösseren Tiefen anstehenden Felsen lebenden *Bacillariaceen.* Die Anregung zu diesen Untersuchungen verdanke ich einer Arbeit von *L. Geitler* (1928), die sich mit der auf Felsen vorkommenden Tiefenalgenflora beschäftigt. Bei der Ausarbeitung der Untersuchungsmethodik ging mir Herr Professor *F. Ruttner* mit wertvollen Ratschlägen an die Hand.

Was die einschlägige Literatur betrifft, so sei kurz auf die Untersuchungen von *R. Lauterborn* (1922), die auf die Algenbestände aus der Tiefenzone des Bodensees beziehen, und auf die Arbeit von *W. Zimmermann* (1927) hingewiesen. In neuerer Zeit haben sich *L. Geitler* und *F. Ruttner* (1935) und *Fr. Hustedt* (1938/39) mit den Tiefenbiocönosen der Algen von Java, Bali und Sumatra beschäftigt (Material der Deutschen limnologischen Sunda-Expedition). Die physiologisch-ökologische Bedeutung der Licht- und Temperaturverhältnisse für das pflanzliche Leben wurde schon mehrfach untersucht (*Ehrke* 1930, *Gessner* 1938, *Montfort*, 1929, 1941—42, *Biebl* 1937, 1939 a, b, *Findenegg* 1943 u. a. m.).

Über die vertikale Verteilung der mikrophytischen Aufwuchsorganismen in oberen Wasserschichten liegen aus neuerer Zeit Untersuchungen von *A. Thomasson* (1925), *B. Cholnoky* (1929) und *E. Rehrbronn* (1937) vor. Den genannten Autoren verdanken wir eine graphische Darstellung der vertikalen Verteilung der auf verschiedenen Wasserpflanzen (*Scirpus*, *Phragmites*, *Glyceria*, *Butomus*, *Myriophyllum*, *Ceratophyllum*) vorkommenden *Bacillariaceen.* Der Bereich, auf den sich diese Untersuchungen beziehen erstreckte sich auf die Tiefe von 0—1,5 m.

Es schien mir nun von Interesse, im *Lunzer Untersee* ähnliche Beobachtungen in grösserem Massstab durchzuführen. An dem steilen (die Steigung beträgt 45°), schlammfreien Südufer des Sees waren die Unter-

suchungen dadurch begünstigt, dass die *Bacillariaceen* sich auf grösseren Steinen oder Felsstücken vorfinden, die relativ leicht mit Hilfe einer Greifzange gehoben werden können. Es wurde nach Möglichkeit darnach getrachtet, die Proben fortschreitend von Meter zu Meter bis zur grössten Tiefe des Sees zu entnehmen, um so die vertikale Zonierung der Algen festzustellen (vgl. die Bodenfacieskarte in : *Götzinger G.*, Geomorphologie der Lunzer Seen und ihres Gebietes, Intern. Revue d. ges. Hydrobiol. Suppl. 1. und 2, 1912. Taf. 18 und zwar Querprofile IV—V). Aus technischen Gründen mussten allerdings einige wenige Stufen übersprungen und bei einer Tiefe von 25 Metern die Untersuchungen abgebrochen werden, da dort die zusammenhängende Schwebdecke des maximal 34 m tiefen Sees beginnt und Felsen nicht mehr anstehen. Die Steine bestehen aus Opponitzer und Reiflinger Kalk und sind fast durchwegs frei von Sedimenten.

Im Zusammenhang mit der Untersuchungstechnik sei noch kurz auf folgendes hingewiesen : Auf die Darstellung der Ergebnisse, die sich auf das Versuchsmaterial beziehen, das aus den obersten Schichten des Sees stammt, wird verzichtet, weil über die Ökologie des litoralen Algenaufwuchses im Lunzer Untersee bereits eine zusammenfassende Arbeit von *E. Kann* (1933) vorliegt. Bei meinen Untersuchungen wurde das Schwergewicht auf die Algenflora der tieferen Zonen gelegt.

Um in groben Zügen einen Überblick über die vertikale Verteilung der Algenflora zu gewinnen, erfolgte die Untersuchung zunächst an Materialproben aus 3 verschiedenen Zonen, u. zw. aus folgenden Tiefenbereichen :

1. *Tiefe von* 0—5 *Meter* (Epilimnion). Aus dem krustenförmigen Algenbewuchs konnte leicht mit Hilfe einer Pinzette lebendes Material entnommen werden. Die Untersuchung erfolgte zunächst an lebendem, später an ausgeglühten Material.

2. *Tiefe von* 5—12 *Meter* (Metalimnion). Bei zunehmender Tiefe wird der Bewuchs von Meter zu Meter fortschreitend immer lockerer und weicher. Die Behandlung der Proben erfolgte in gleicher Weise wie im 1. Fall.

3. *Tiefe von* 12—25 *Meter* (Hypolimnion). Der Belag ist sehr dünn und der Unterlage fest aufliegend. Mit Hilfe einer Rasierklinge liessen sich geeignet dünne Schnitte herstellen, die unmittelbar darauf unter dem Mikroskop beobachtet werden konnten.

Auf die Untersuchung dieser Tiefenbiocoenose im Hypolimnion legte ich besonderen Wert. Die Schnitte wurden zunächst lebend unter dem Mikroskop untersucht, dann vorsichtig auf dem Deckglas über einer

Asbestplatte ausgeglüht. Das auf diese Weise erhaltene Material eignet sich gut zu quantitativen Untersuchungen an den Bacillariaceen. Diese Untersuchungen wurden jedoch vergleichsweise stets durch Beobachtungen an lebendem Material ergänzt. Von je einer Probe wurden stets mehrere hundert Individuen bestimmt und die Häufigkeit ihres Vorkommens prozentuell berechnet. Auf diesem Wege gelang es, zunächst ein Gesamtbild von der quantitativen und qualitativen Zusammensetzung der Biocönosen der verschiedenen Tiefen zu erhalten. Im weiteren Verlauf der Versuche wurde eine stärker detailierte Charakterisierung der einzelnen vertikalen Regionen in qualitativer und quantitativer Hinsicht versucht. Bei der Beurteilung der Endresultate wurde dem Einfluss der verschiedenen Aussenfaktoren Rechnung getragen.

Durch die jüngsten Untersuchungen von *F. Sauberer* und *F. Ruttner* (1941) über die Strahlungsverhältnisse der Binnengewässer, wobei auch die Verhältnisse des *Lunzer Untersees* durch zahlreiche Beobachtungen berücksichtigt wurden, gewinnen die vorliegenden Studien über die unterseeischen Tiefenbiocönosen an Interesse, da der Gedanke naheliegt, die verschiedenartigen Strahlungsverhältnisse zu der vertikalen Zonierung der Benthosbacillariaceen in Beziehung zu setzen.

Weiters liess sich zeigen, dass die Zusammensetzung des Algenbewuchses auch davon abhängig ist, von welcher Stelle des betreffenden Steines oder Felsstückes das Versuchsmaterial stammt. In dieser Hinsicht ergaben sich im Epi-, Meta- und Hypolimnion charakteristische Unterschiede quantitatiever und qualitativer Art. Während im Epilimnion sowohl die *Ober-* als auch die *Unterseite* der Steine starken Bewuchs aufweist, zeigen sich in den tieferen Schichten des Metalimnions in dieser Hinsicht starke Unterschiede. In einer Tiefe von 5—8 Metern lässt sich nicht nur auf der Ober- und Unterseite sondern auch auf den Flanken ein charakteristischer Algenbewuchs beobachten ; in den tieferen Schichten des Metalimnion weisen die Steine auf der Unterseite keinen Bewuchs mehr auf, die Flanken besitzen nur einen dünnen Algenbelag. Im Hypolimnion beschränkt sich der charakteristische Bewuchs lediglich auf die Oberseite der Steine.

Von den angeführten ökologischen Gesichtspunkten aus bringen wir nun im folgenden eine Charakterisierung einiger Assoziationen aus dem Epi-, Meta- und Hypolimnion.

Die Untersuchungen wurden in der Zeit von August bis November 1943 an der biologischen Station in Lunz durchgeführt. Herrn Professor *F. Ruttner* und Professor *L. Geitler* möchte ich an dieser Stelle meinen besten Dank aussprechen für die Förderung und Unterstützung, die sie

meiner Arbeit zu Teil werden liessen. Herrn *Dr. F. Sauberer* danke ich herzlich für die Freundlichkeit, mit der er mich sein Arbeitsgebiet einführte, und für die wertvollen Anregungen, die er mir auf Grund seiner Untersuchungen über Strahlungsverhältnisse des Lunzer Untersees gab.

### *Mikrophyten-Biocoenosen im Epilimnion*

Das *Epilimnion* erstreckt sich im Lunzer Untersee bei normaler Spätsommerschichtung in den Regel von der Oberfläche bis zu einer Tiefe von 5 m. Es handelt sich dabei um die oberhalb der Sprungschicht gelegene turbulente Oberflächenschicht des Sees ohne bleibende Temperaturschichtung.

Bevor wir daran gehen, die *Diatomeen* des Epilimnions zu charakterisieren, erscheint es zweckmässig, die Aufwuchstypen kurz zu beschreiben.

An den Uferlienien des Sees liegt eine Austrocknungs- oder Emersionszone (Eulitoral). Die Vertikalerstreckung dieser Zone beträgt 10 cm. Diese oberste dunkelbraune Zone wird von der Blaualge *Tolypothrix distorta* gebildet. Unter ihr liegt eine bräunlich-rötlichgelbe aus festen, harten erbsensteinartigen Krusten bestehende Zone, die sich aus den Blaualgen *Rivularia haematites*, *Calothrix parietina* und *Scytonema mychorum* usw. zusammensetzt. Wegen der starken Wasserbewegung können wir diese zwei Zonen mit Recht als Brandungszone bezeichnen. In einer Tiefe von 20 cm unter dem Pegel-Nullpunkt gehen die *Rivularia*-Krusten in die dicke, graugrüne, lockere, weiche *Schizothrix*-Zone über.

*Fr. Hustedt* (1922) führt von der *Tolypothrixzone* 66, von der *Rivulariazone* 71 und von der *Schizothrixzone* 73 *Diatomeen* sp. und var. an. — Auch *E. Kann* (1933) beschäftigte sich ausführlich mit diesen oberen Zonen.

In einer Tiefe von 3 bis 5 m ist die *Schizothrixzone* noch lockerer und weicher als unmittelbar unter den *Rivulariakrusten.* Die Felsenstücke sind in dieser Tiefe dicht mit *Schizothrix fasciculata* und *Schizothrix lacustris* überzogen. Sehr häufig kommen verschiedene fadenförmige Blaualgen vor wie z. B. *Oscillatoria*, *Lyngbya*, *Tolypothrix.* — Zwischen den Algenfäden finden sich zahlreiche Cönobien von Blau- und Grünalgen, sowie mehrere Diatomeen vor. So habe ich z. B. in einigen Proben *Gomphosphaeria aponina*, *Merismopedia glauca*, *Chroococcus turgidus*, *Borzia trilocularis*, *Pediastrum boryanum*, *Oocystis elliptica*, *Scenedesmus quadricaudata*, Sc. arcuatus und einige *Desmidiaceen* wie *Cosmarium Turpini var. eximium*, *C. variolatum*, *C. granatum*, *C. reniforme*, *C. turpinii* usw.

gefunden. Diese Angaben sollen nur in groben Zügen einen Überblick über das Vorkommen der verschiedenen Arten geben.

Die blaualge *Schizothrix lacustris* bewahrt bis in die unteren Schichten des Epilimnions den Charakter einer Leitform.

*Die Diatomeen des Epilimnions* bringen wir in der folgenden Tabelle in alphabetischer Anordnung. Die verwendeten Abkürzungen sind die folgenden $O$ = Oberseite des Steines, *Fl* = Flanke des Steines, $U$ = Unterseite des Steines $O^+$ = Oberseite des Steines zeigt starken Bewuchs von *Cladophora aegagropila*. — Individuenzahl der einzelnen *Diatomeen* in Prozenten ausgedrückt:

+ = unter 0,5 %
1 = 0,5— 12,5 %
2 = 12,5— 25 %
3 = 25 — 50 %
4 = 50 — 75 %
5 = 75 —100 %

Accidentell: Achnanthes exilis, - lanceolata, - flexella, minutissima var. cryptocephala, Amphipleura pellucida, Anomoeoneis exilis, Caloneis bacillum, - silicula, Campylodiscus noricus var. hibernica, Cymatopleura elliptica, - solea, Cymbella cistula, cymbiformis, - Ehrenbergii, -naviculiformis, -Reinhardtii, Diatoma hiemale var. mesodon, Diploneis elliptica, -ovalis, Gomphonema angustatum, -angustatum var. producta, -intricatum var. pumila, -lanceolatum, -olivaceum var. calcarea, -parvulum, -parvulum var. micropus, -ventricosa, Gyrosigma acuminatum, -attenuatum, Navicula bacillum, -costulata, -denestriata, dicephala, -minima, -oblonga, -salinarum, -tuscula fo. minor, -vulpina, Nitzschia acuta, -angustata var. acuta, -dissipata, -hungarica, -microcephala, Pinnularia microstauron, Rhoicosphenia curvata, Rhopalodia gibba, -gibba var. ventricosa, -parallela, Stauroneis phoenicenteron, -Smithii var. incisa, Stephanodiscus astraea, Synedra ulna, -amphicephala var. austriaca, Surirella linearis.

*Die Assoziation des Epilimnions* ist durch viele Arten und durch wenige Exemplare einiger Arten charakterisiert. Die Charakterarten sind nicht ausgesprochen typisch entwickelt und werden durch eine geringe Anzahl von Individuen repräsentiert. Die Arten der Assoziation sind in morphologischer, ökologischer und systematischer Hinsicht stark verschieden. Neben echten Arten des Benthos kommen auch sedimentierte Planktonformen vor. Die Produktion ist sehr stark. Die vorkommenden Arten stellen grosse Anforderungen bezüglich der Lichtverhältnisse und

*Diatomeen des Epilimnions*

| | Tiefe in Meter | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 0 m | 2 m | 3 m | | 4 m | | 5 m | | |
| | O | O | O | U | O | U | O | O | U |
| Achnanthes microcephala | 1 | 3 | 3 | 1 | 2 | + | 4 | 3 | 1 |
| A. — minutissima | 1 | 1 | 1 | 3 | 1 | 3 | 1 | 1 | 5 |
| Amphora ovalis | + | 1 | + | | | + | 1 | 1 | |
| A. — ovalis var. pediculus | 1 | 1 | + | | | 3 | 1 | 1 | |
| Cocconeis placentula | + | + | 1 | | | 1 | | 1 | |
| C. — placentula var. euglypta | 1 | 1 | + | | | | | + | 1 |
| Cyclotella bodanica | 1 | + | | | + | | + | + | |
| C. — comta | + | + | | | + | | + | | + |
| Cymbella affinis | 2 | 1 | 1 | | 1 | + | 1 | + | |
| C. — delicatula | 1 | 1 | + | | + | | | | |
| C. — helvetica | 1 | 1 | | | | | | | |
| C. — lanceolata | 1 | 1 | + | | | | | | |
| C. — laevis | 1 | 1 | + | | | | | | |
| C. — microcephala | | + | 1 | | | | + | | |
| C. — parva | 1 | + | | | | | + | | |
| C. — prostrata | + | | | + | 1 | + | + | + | |
| C. — ventricosa | 1 | 1 | + | + | + | + | + | + | |
| Denticula tenuis | | + | + | + | + | + | 1 | + | |
| D. — tenuis var. crassula | 1 | 2 | 1 | 3 | 2 | + | 2 | 2 | + |
| Epithemia Mülleri | | | | | | | 1 | + | |
| E. — sorex | + | 1 | + | 3 | 1 | 1 | 1 | + | |
| E. — turgida | + | 1 | + | 1 | 1 | 1 | 1 | + | |
| E. — zebra | + | 1 | + | | 1 | 1 | 1 | 1 | + |
| Eunotia arcus | 1 | | 1 | | + | + | | | |
| Fragilaria construens | + | | | | 1 | | 1 | | |
| F. — construens var. venter | 1 | + | | | | | | | |
| F. — pinnata | | | | | 1 | | 1 | 1 | + |
| Gomphonema constrictum | + | + | | | | | | | + |
| G. — constrictum var. capitata | + | | | | | | 1 | | |
| G. — gracile et var. aurita | 3 | 2 | 1 | + | 1 | + | 1 | 1 | |
| Navicula cryptocephala | 1 | 1 | + | + | 1 | | 1 | | |
| N. — radiosa | + | 1 | + | + | 1 | | 1 | | |
| N. — placentula | + | | | | + | | + | | + |
| Nitzschia angustata | 1 | + | | | + | | 1 | | |
| N. — palea | | 1 | + | | 2 | | | + | |
| Pinnularia microstauron | + | + | | | | | | | |
| Synedra acus var. radians | 1 | + | | | | | | | |
| Tabellaria flocculosa | 1 | + | | | | | | | |

der Versorgung mit Sauerstoff. Besonders häufig sind die mit Haftorganen versehenen Arten. — Die Lebensgemeinschaft zeigt den Charakter des

optimalen Biotops. Die Lichtzone ist an Arten- und Individuenzahl am reichsten.

*Im Epilimnion herrschen fast durchwegs gleichmässige Verhältnisse, wovon sich höchstens die Oberfläche unterscheidet. F. Ruttner* (1940. 122) schreibt : »Dies ist auch verständlich, wenn wir berücksichtigen, dass die *Wassertemperatur innerhalb des Epilimnions geringe oder nur vorübergehende Unterschiede aufweist* und dass auch *die Intensität der $CO_2$ — Assimilation* in diesen obersten Schichten nahezu gleich bleibt, ja mitunter erst in Tiefen von einigen Metern ihr Optimum erreicht.«

### *Mikrophyta — Biocoenosen im Metalimnion*

Im Lunzer Untersee erstreckt sich das Metalimnion meist in einer Tiefe von 5 bis 12 Meter. Das Metalimnion oder Sprungschicht ist die zwischen Epi- und Hypolimnion gelegene Wasserschicht des Sees, in der die chemischen und thermischen und daher oft auch die biologischen Verhältnisse eine sprungweise Änderung erfahren.

*Die Algenvegetation* ist nicht einheitlich. Die oberen Schichten erinnern stark an die Lebensgemeinschaften des Epilimnions. Dieser graugrüne bis graublaue Aufwuchs ist sehr weich, locker, üppig entwickelt und besteht grösstenteils aus *Schizothrix-*, *Oscillatoria-*, *Lyngbya-*, *Plectonema*, *Bulbochaeta* — usw. Fäden, und Kolonien von verschiedenen Algengruppen, vielen *Desmidiaceen* usw. Zwischen den Fäden und Kolonien finden sich zahlreiche *Diatomeen* vor.

Die Felsen in einer Tiefe von 8 bis 10 m waren leider im untersuchten Gebiet mit *Schlamm* bedeckt. Die oben erwähnten Fadenalgen treten hier stark zurück. Die Hauptmasse des grauen schlammigen Steinüberzuges wird von Diatomeen gebildet. Der Prozentsatz der lebenden Organismen betrug nur 20 % von der Gesamtheit der gefundenen Diatomeen-Schalen. Massenhaft kommen vor : *Gyrosigma attenuatum* und *Campylodiscus hibernica*, häufig sind : *Cymbella prostrata*, *C. Ehrenbergii*, *Fragilaria pinnata*, *F. construens*, *Cymbella cistula*, *C. ventricosa und Diploneis ovalis.*

Die unteren Schichten des Metalimnions liegen schon in der *sublitoralen Dämmerzone.* In einer Tiefe von 10 bis 12 m nehmen die Biocönosen rotbuntfärbigen Charakter an. Makroskopisch erscheint der Aufwuchs schokoladebraun, mikroskopisch zeigt er prachtvolle Algengesellschaften. *Chantransia*, *Lyngbya*, *Chamaesiphon*, *Gongrosira*, *Cladophora* usw. sind die Hauptbestandteile dieser Tiefenbiocoenosen. Da diese Formen jedoch auch für das Hypolimnion charakteristisch sind, wird dort näher auf diese Algengesellschaften eingegangen.

*Diatomeen des Metalimnions*

| | Tiefe in Meter | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 6 m | | 7 m | | | 8 m | | | 9m | | 12 m | | | |
| | O | Fl | O | O | Fl | O | O | Fl | O | Fl | O | O | O+ | O |
| Achnanthes Clevei | | | | | | | + | + | + | + | 1 | 1 | 1 | 1 |
| A. — lanceolata var. elliptica | 1 | 1 | | | | | + | 1 | | | 1 | 3 | + | 3 |
| A. — lanceolata var. rostrata | | | | | | | 1 | | | | | | | |
| A. — microcephala | 4 | 2 | 2 | 1 | 4 | 4 | 3 | 3 | | + | 1 | 1 | | |
| A. — minutissima | 3 | 4 | 1 | 1 | 5 | 2 | 3 | 4 | + | 4 | | 1 | 1 | 1 |
| Amphora ovalis var. pediculus | | 1 | + | + | 1 | 1 | 1 | 1 | + | 1 | 1 | 2 | + | 3 |
| Campylodiscus noricus | | | | | | | + | | + | | | | | |
| C. — noricus var. hibernica | | | | | | | 1 | | 2 | | | | | |
| Cocconeis placentula | | | | + | + | + | + | 1 | | | + | + | + | |
| C. — placentula var. euglypta | 1 | 1 | | + | 1 | + | | | + | 1 | | | | |
| Cymbella cistula | | | 1 | | | + | | | | | | | | |
| C. — Ehrenbergii | | | 1 | | | | | | 1 | | | | | |
| C. — prostrata | | | 1 | + | | + | + | | 1 | | | | | + |
| Diploneis elliptica | | | | | | | | | 1 | | 1 | 1 | 1 | |
| D. — ovalis | | | | | | | | | 1 | | | | + | 1 |
| Epithemia Mülleri | | | | | + | | | | | 1 | | | | |
| E. — zebra | | | | | + | | 1 | 1 | | | | | | |
| Fragilaria capucina | | | 1 | | | | | | | | | | | |
| F. — construens | | | 2 | | | | | | 1 | | | | | |
| F. — leptostauron | | | 1 | | | | | | | | | | | |
| F. — pinnata | | + | 1 | + | | | 1 | 1 | 1 | | | | | |
| Gomphonema abbreviatum | | | | + | | | | | | + | 5 | + | 5 | + |
| G. — ventricosa | + | + | | | | 1 | | | + | | | | | |
| Gyrosigma acuminatum | | | 1 | | | | | | + | | | | | |
| G. — attenuatum | | | 1 | | | 1 | | | 3 | | | | | |
| G. — scalproides | | | | | | 1 | | + | | | + | | + | + |
| Navicula atomus | | | | | | | | | | | | 1 | | |
| N. — minima var. atomoides | | | | | | | | | | 2 | | | | + |
| N. — tuscula fo. minor | | + | + | | | + | 1 | | | + | + | 1 | + | |

Accidentell: Achnanthes affinis, -exilis, -flexella, -lanceolata, -minutissima var. cryptocephala, Amphipleura pellucida, Amphora ovalis, A. -veneta, Caloneis bacillum, Cocconeis diminuta, -placentula var. euglypta. Cyclotella bodanica, -comta, Cymatopleura solea, Cymbella affinis, -amphicephala, -cymbiformis, -microcephala, -naviculiformis, -sinuata, -ventricosa, Diploneis marginestriata, -oculata, Epithemia sorex, -zebra var saxonica, Eunotia arcus var. bidens, -pectinalis var. minor, Fragilaria construens var. venter, -crotonensis, -parasitica, Gomphonema acuminatum, -angustatum, -constrictum, -constrictum var. capitata, -gracile gracile var. aurita, -lanceolata, -intricatum var. pumila, -parvulum

-parvulum var. micropus, Navicula cryptocephala, -cryptocephala var-veneta, -Heufleriana, -Kotschyi, minuscula, -pelliculosa, -placentula, -pupula, pupula var. rectangularis, -radiosa, -salinarum, -simplex, -tuscula. Nitzschia acuta, -amphibia, angustata,-dissipata, -fonticola, -frustulum, -hungarica, -Kützingiana, -linearis, -microcephala, -palea, -tryblionella, -vermicularis, Rhopalodia gibba, -parallela, Stauroneis Smithii var. incisa, Stephanodiscus astraea, Surirella biseriata, -biseriata fo. punctata, -linearis.

*Für das Metalimnion kann man keine typischen charakteristischen Arten anführen.* Wir möchten nur darauf hinweisen, dass die unteren Schichten des Metalimnions bereits grosse Änlichkeit mit der Assoziation des Hypolimnions zeigen, was voraussichtlich mit der Verteilung des Lichtes in Zusammenhang zu brigen ist.

Das Metalimnion stellt somit, was die charakteristischen Assoziationen betrifft lediglich *ein Übergangsgebiet* zwischen Epi- und Hypolimnion dar.

*Mikrophyta — Biocoenosen im Hypolimnion*

Als *Hypolimnion* wird jene in Ruhe lagernde Schicht der Seetiefe bezeichnet, die unterhalb der Temperatursprungschicht gelegen und den Oberflächeneinwirkungen entzogen ist. Im Lunzer Untersee erstreckt sie sich unterhalb einer Tiefe von 12 m.

In einer Tiefe von 12 bis 22 m sind die Felsen mit einem schokoladebraunen Aufwuchs bedeckt. *L. Geitler* (1928) charakterisiert diesen Überzug folgendermassen: »Die Algenmasse besteht grösstenteils aus Diatomeen und Cyanophyceen. Dazu kommt *Chantransia chalybea var. profunda Zimmermann, Gongrosira de Baryana* und die Phaeophyceae *Bodanella Lauterborni Zimmermann,* letztere scheint allerdings selten zu sein.« Da die Cyanophyceen in dieser Zone, wie *Lauterborn* und *Geitler* zuerst gezeigt haben, grössten Teils durch chromatische Adaptation leuchtend rot gefärbt sind, ergibt sich im Zusammenwirken mit den braunen Diatomeen und dunkelgrünen *Gongrosira* ein überaus buntes Bild. (rotbunte Tiefenbiocoenose *Ruttner:* 1935). — Die häufigsten Algenformen sind: *Chloroglea purpurea, Pleurocapsa minor, Lyngbya Lachneri, Hyella fontana var. maxima* und eine *Chamaesiphon amethystus* nahe stehende Blaualge. *L. Geitler* schreibt: »Überaus charakteristisch ist das Beisammenwachsen aller dieser Algenformen. Man findet sie nicht nebeneinander, sondern einander durchwachsend und vielfach miteinander verschlungen. So enstehen ausgesprochene Zellmosaike, die durch verschiedene Färbung der einzelnen Komponenten sich oft sehr farbenprächtig ausnehmen. Dies ist der Fall, wenn beispielweise die gelbgrüne *Gongrosira,* die pur-

purrote *Pleurocapsa* und die blaugrüne *Hyella* ihre Fäden durcheinander schlingen.« — Relativ häufig finden sich Äste von *Cladophora aegagropila*, diese Ästchen sind von pelzartigen Überzügen von *Gomphonema abbreviatum* gefärbt.

Die rotbunten Biocoenosen dringen in Form von schokoladebraunen oder tiefschwarzen dünnen Überzügen bis in eine Tiefe von 22 m vor. In einer Tiefe von 20 bis 22 m finden sich haupsächlich *Chantransia*, *Pleurocaosa* und *Chlorogloea* vor.

Die nachfolgenden kleinen Tabellen bringen die prozentuelle Zusammensetzung der aus grösseren Tiefen stammenden Proben. Die Zusammensetzung des Diatomeen Aufwuchses in 22 m Wassertiefe :

| | |
|---|---|
| Achnanthes lanceolata var. elliptica | 56 % |
| Navicula minima var. atomoides | 20 % |
| Cocconeis placentula var. euglypta | 14 % |
| Eunotia gracilis | 4 % |
| Gomphonema abbreviatum | 2 % |
| Achnanthes Clevei | 1,5 % |
| Navicula tuscula fo. minor | 1 % |
| Cocconeis diminuta | 0,5 % |

Accidentell : Achnanthes microcephala, Amphora ovalis var. pediculus, Caloneis bacillum, Cocconeis placentula, Cyclotella bodanica, Cymbella Brehmi, -cistula, sinuata, ventricosa, Diatoma vulgare var. producta, Denticula tenuis, Diploneis elliptica, Epithemia Mülleri, -zebra, Navicula cryptocephala, -Krasskei, -radiosa, -minuscula, -subhamulata.

*Die in einer Tiefe von 23 m* liegenden Felsen sind schon sehr *arm* an mikrophytisches Aufwuchsorganismen. Der Überzug der Steine ist sehr *dünn*, die Farbe tiefschwarz bis bräunlich. Das mikroskopische Bild erscheint *eintönig*. Das für oberen Schichten charakteristische prachtvolle Mosaikbild ist schon verschwunden. Nur vereinzelt kann man Fäden von *Chantransia chalybea var. profunda* und *Lyngbya Lachneri* beobachten. Der Überzug besteht hauptsächlich nur aus *Diatomeen*. Die Chromatophoren sind durchwegs auffallend *dunkelbraun*. Die spärlich entwickelten *Lyngbya* - Fäden zeigen auch eine auffallend violett-rötliche Farbe mit dunklem Ton. Die chromatische Adaptation ist hier auch sehr charakteristisch. Die Zusammensetzung des Diatomeen-Aufwuchses in 23 m Wassertiefe :

| | |
|---|---|
| Achnanthes lanceolata var. elliptica ............. | 96 % |
| Achnanthes Clevei ............................ | 2 % |
| Gomphonema abbreviatum ..................... | 1 % |
| Cocconeis diminuta ........................... | 0,5 % |
| Navicula minima var. atomoides ............... | 0,5 % |

Accidentell: Achnanthes minutissima, -microcephala, Cocconeis placentula, Epithemia Mülleri.

*

*In 24 m Tiefe* ist die Algenproduktion noch *spärlicher*. Die einheitliche Ausbildung der Überzuges ist gestört und mehrfach zerrissen. Die Diatomeen bilden hier statt eines Überzuges nur dünne schwarze *Häutchen* aus überaus kleinen Diatomeen mit sehr dunklen Chromatophoren. *Chantransia -Lyngbya* Fäden sind spärlich vertreten und desorganisiert. Die Zusammensetzung des Diatomeen Aufwuchses in 24 m Wassertiefe:

| | |
|---|---|
| Achnanthes lanceolata var. elliptica ............. | 42 % |
| Navicula minima var. atomoides ................ | 25 % |
| Achnanthes minutissima ...................... | 16 % |
| Cocconeis diminuta ........................... | 9 % |
| Achnanthes Clevei ............................ | 5 % |
| Gomphonema abbreviatum ..................... | 2 % |
| Cymbella sinuata .............................. | 1 % |

*Die Felsen, die sich in einer Tiefe von 25 m* vorfinden, sind nur mit sehr schwach entwickelten Diatomeen-Häutchen bedeckt. Fadenalgen fehlen hier gänzlich. In einer Tiefe unterhalb von 24—25 m kommen ausschliesslich Diatomeen vor, die imstande sind, in die tiefsten, dunkelsten Regionen vorzudringen. Die Zusammensetzung des Diatomeen Aufwuchses in 25 m Wassertiefe:

| | |
|---|---|
| Achnanthes lanceolata var. elliptica ............. | 33 % |
| Navicula minima var. atomoides ............... | 22 % |
| Amphora ovalis var. pediculus ...... ....... | 20 % |
| Achnanthes minutissima ...................... | 9 % |
| Achnanthes microcephala ..................... | 6 % |
| Achnanthes Clevei ............................ | 5 % |
| Cymbella sinuata .............................. | 3 % |
| Caloneis bacillum ............................. | 2 % |

Accidentell: Gomphonema abbreviatum, Nitzschia dissipata.

*Die Assotiationen des Hypolimnions* ist durch wenige Arten und durch viele Individuen einiger Arten charakterisiert. Die Charakterarten sind typisch entwickelt und werden durch eine grössere Anzahl von Individuen repräsentiert. Die Arten der Assoziation sind morphologisch und physiologisch wenig unterschieden und in ökologischer und systematischer Hinsicht einheitlich. Die Produktion ist schwach, die vorkommenden Arten stellen sehr wenig Anforderungen bezüglich der Lichtverhältnisse. Sie verwenden in erster Linie das grüne Licht. Die Charakterarten zeichnen sich im allgemeinen durch besonders geringe Grösse aus. Die Arten sind allgemein mit sehr kurzen, dicken walzenartigen Haftorganen versehen. Die Chromatophoren sind dunkelbraun gefärbt. Die Lebensgemeinschaft zeigt den Charakter eines Biotops mit extremen Lebensbedingungen.

*Die vertikale Verteilung der Aufwuchsorganismen* ist hauptsächlich auf die *Lichtwirkung* zurückzuführen. Die Temperatur spielt hierbei keine Rolle. Die rotbunte Biocoenose in den tropischen Seen tritt bei einer Tiefentemperatur von etwa 25° in ganz ähnlicher Zusammensetzung wie in den temperierten Seen bei 5—6° auf.

*Die Diatomeen des Hypolimnions*

| | Tiefe in Meter | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 13 m | 14 m | 16 m | 18 m | 19 m | 20 m | 22 m | 23 m | 24 m | 25 m |
| Achnanthes Clevei | 1 | + | 1 | + | 2 | 1 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| A. — lanceolata var. elliptica | 4 | + | 5 | 5 | 3 | 2 4 | 4 | 5 | 3 | 3 |
| A. — microcephala | | + | + | | 1 | 1 1 | + | + | | 1 |
| A. — minutissima | | 5 | | + | 1 | 1 1 | 1 | + | 2 | 1 |
| Amphora ovalis var. pediculus | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 1 | + | | | ? |
| Caloneis bacillum | 1 | | | 1 | 1 | 1 | + | | 1 | |
| Cocconeis diminuta | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 111 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| C. — placentula var. euglypta | | + | | + | | 1 1 | 2 | | | |
| Cymbella sinuata | 1 | | 1 | 1 | | | + | | 1 | 1 |
| Diploneis elliptica | | + | 1 | 1 | 1 | | + | | | |
| Epithemia Mülleri | 1 | 1 | + | 1 | | | + | + | | |
| Eunotia gracilis | | | + | 1 | 1 | 1 1 | 1 | | | |
| Gomphonema abbreviatum | 5 | 4 | 4 | 3 | 3 | 4 1 | 1 | 1 | 1 | + |
| Navicula minima var. atomoides | + | 1 | 1 | 1 | + | | 1 | 2 | 3 | 2 |

Accidentel: Achnanthes lanceolata, -minutissima var. cryptocephala, Caloneis alpestris, Cocconeis placentula, Cyclotella bodanica, Cymbella affinis, -Brehmi, -cistula, -prostrata, -ventricosa, Denticula tenuis, -tenuis var. crassula, Diatoma vulgare var. producta, Diploneis marginestriata, Epithemia sorex, -zebra, Eucocconies flexella, Eunotia alpina, -lunaris, -lunaris var. subarcuata, -praerupta, Fragilaria parasitica, Navicula cryptocephala, -densestriata, -Krasskei, -minuscula, -pelliculosa, -placentula fo. latiuscula, -pupula, -radiosa, -subhamulata, Nitzschia angustata, -dissipata, Pinnularia microstauron.

Wen wir die Tabellen, welche die im Hypolimnion vorkommenden Arten zeigen, überblicken, lässt sich entnehmen, dass sich in diesem Biotop ganz allgemein auftretende Arten vorfinden. Als charakteristisch kann jedoch hervorgehoben werden, dass dem Licht als auslesenden und verteilenden Faktor eine ausschlaggebende Rolle zuzuschreiben ist.

### *Die Verteilung der Charakterarten der verschiedenen Wassertiefen.*

Die Charakterarten der einzelnen Wassertiefen sind im Koordinatensystem graphisch dargestellt. Auf der Abszisse ist die relative Häufigkeit der einzelnen Arten in % aufgetragen, auf der Ordinate die Wassertiefe des Biotops.

### *Die Charakterarten des Epilimnions.*

Im Epilimnion konnten, wie die Tabelle zeigt, in hinreichender Menge 38 Arten beobachtet werden, seltener treten 92 Arten auf. Der Verbreitungsbereich erstreckt sich bei den meisten Arten bis an den Wasserspiegel; die dichteste Anhäufung der Diatomeen tritt aber im allgemein in einer Tiefe von 2—5 Metern auf.

Die Biocoenosen sind in einer Tiefen von 2—5 Metern ziemlich einheitlich; die Lichtintensität zeigt in diesem Bereich mit zunehmender Tiefe eine wesentlich geringere Abnahme als in dem Bereich von 0—2 Metern. Die Assimilation innerhalb des Epilimnions weniger durch die Lichtintensität, als durch die Temperatur begrenzt wird. (*Ruttner*, 1940) — Die folgenden Arten erreichen ihre maximale Entwicklung im Epilimnion: *Cymbella affinis*, *Gomphonema gracile var. aurita*, *Denticula tenuis var. crassula*, *Nitzschia Angustata*, *Nitzschia palea*, *Epithemia sorex* und *Epithemia zebra*. Die Verbreitung dieser Arten wurde auch graphisch dargestellt. (Fig. 1)

*Cymbella affinis Kütz.* — ist ein typischer Bewohner der oberen Teile des Epilimnions. Das Maximum des Vorkommens liegt an der Oberfläche des Wassers, es beträgt 17 %. In Tiefen unter 6 Meter kommt Cym-

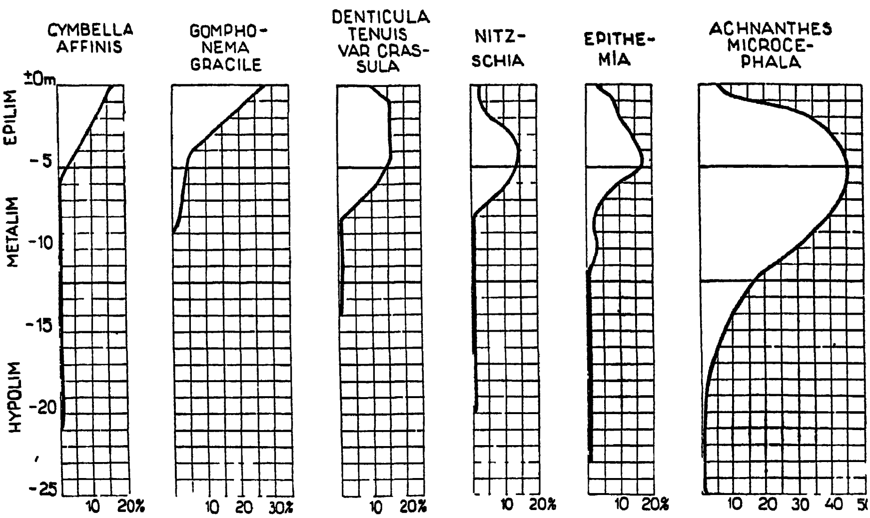



Fig. 1.

bella affinis nur mehr vereinzelt vor. — Wie aus zahlreichen Arbeiten bekannt ist beansprucht diese Art viel Licht und viel Sauerstoff. Das Maximum des Vorkommens fällt mit dem Maximum der Lichtintensität zusammen.

An der Unterseite der Steine und an deren Flanken konnte ich nur ganz vereinzelte Exemplare beobachten.

*Gomphonema gracile var. aurita (A. Braun)Cleve* — Diese interessante, mit Gallerthörnchen (*Hust.* 1930. 362, Fig. 671.) versehene Diatomeae zeigt ähnliche Eigenschaften wie die vorher erwähnte Art. Das Maximum (25 %) liegt hier wieder an der Oberfläche, der Abfall mit zunehmender Tiefe erfolgt aber bei *Gomphonema gracile var. aurita* schneller als bei *Cymbella affinis*. Die grösste erreichbare Tiefe beträgt 9 Meter. Zwischen 5 und 9 Metern ist nur ein langsamer Abfall zu verzeichnen.

An der Unterseite der Steine findet sich Gomphonema gracile var. aurita nur in so geringen Mengen vor, dass sie quantitativ nicht ausgedrückt werden können.

*Denticula tenuis var. crassula (Naegeli)Hust.* zeigt wie die folgenden drei Arten das Maximum wohl im Epilimnion ; dieses liegt aber nicht an der Oberfläche des Sees. Es ist daher anzunehmen, das diese 4 Arten wohl lichtliebend sind, allzustarkes Licht jedoch vermeiden. (Fig. 1.) In der Tiefe, in der das Maximum des Vorkommens zu verzeichnen ist, herrscht ja nur 17—34 % der Lichtintensität der Obefläche. An der Oberfläche beträgt das Vorkommen von Denticula tenuis var. crassula

10 %, in einem Bereich von 1—5 Metern ziemlich einheitlich 15 %. Das Maximum erstreckt sich über den Bereich von 1—4 Metern. Die grösste Tiefe, in der Denticula tenuis var. crassula noch gefunden wird, beträgt 14 Meter; doch schon in einer Tiefe von 8 Metern kommen nur mehr vereinzelte Formen vor.

An der Unterseite des Steines findet sich Denticula tenuis var. crassula nicht mehr in quantitativ nachweisbaren Mengen. Es wurden lediglich 1—2 Exemplare gefunden, u. z. vor allem am Rand des Steines, wo die Belichtungsverhältnisse relativ gut sind.

*Nitzschia angustata (W. Smith)Grun. und N. palea (Kütz.)W. Smith* sind die häufigsten Arten. Ausserdem kommen noch einige Exemplare von *N. acuta Hantzsch, -dissipata (Kütz.)Grun., -hungarica Grun., -microcephala Grun.* vor.

*N. angustata* und *N. palea* zeigen ein ähnliches Verhalten wie Denticula tenuis var. crassula. An der Oberfläche beträgt das Vorkommen nur 3 %; das deutlich ausgeprägte Maximum liegt in einer Tiefe von 4—5 Metern, die Individuenzahl nimmt dann, wie bei Denticula, bis zu einer Tiefe von 8 Metern ab. Einige wenige Exemplare kommen jedoch bis zu einer Tiefe von 20 Metern vor.

*Epithemia sorex Kütz., -turgida (Ehr.)Kütz., -zebra (Ehr.)Kütz.* und — *Muelleri Fricke* sind die Epithemia Arten, die im Lunzer See vorkommen. Die ersten drei Arten sind häufiger, E. Muelleri ist seltener und tritt erst in einer Tiefe von 5 Metern auf. In grösseren Tiefen kommt nur mehr eine ganz geringe Anzahl von Individuen vor.

Das Vorkommen dieses Genus nimmt von der Oberfläche (3 %) bis zum Maximum (17 %), das in einer Tiefe von 5 Metern liegt, zu. Unterhalb von 5 Metern erfolgt wieder eine schnelle Abnahme; in einer Tiefe von mehr al 10 Metern findet sich nur mehr eine Art, nämlich *E. Muelleri* vor, die bis zu Tiefen von 23 Metern vordringt.

An der Unterseite des Steines sind in den oberen Wasserschichten *E. sorex* und *E. turgida* ziemlich häufig.

*Achnanthes microcephala Kütz.* kommt in allen untersuchten Tiefen bis zu einer Tiefe von 25 Metern vor. Eine ausgeprägte Zone maximalen Vorkommens findet sich zwischen 2 und 12 Metern. Es handelt sich bei A. microcephala um eine der im See am stärkstenverbreiteten Arten. Grosse Mengen treten auf verschiedenen Fadenalgen auf, wo sie einen pelzartigen Überzug bilden. Ihre langen Gallertstiele sind gut entwickelt.

Ich konnte A. microcephala auch in einer Tiefe von 3—5 Metern an der Unterseite eines Steines beobachten. In einer Tiefe von 6—8 Metern

tritt der Aufwuchs an der Flanke des Steines, unterhalb von 8 Metern lediglich an der Oberfläche auf.

*Die Charakterarten des Metalimnions*

Im Gegensatz zum Epilimnion und Hypolimnion, die beide ausgesprochene Charakterarten besitzen, weist das Metalimnion keine Art auf, deren Vorkommen auf dieses beschränkt wäre.

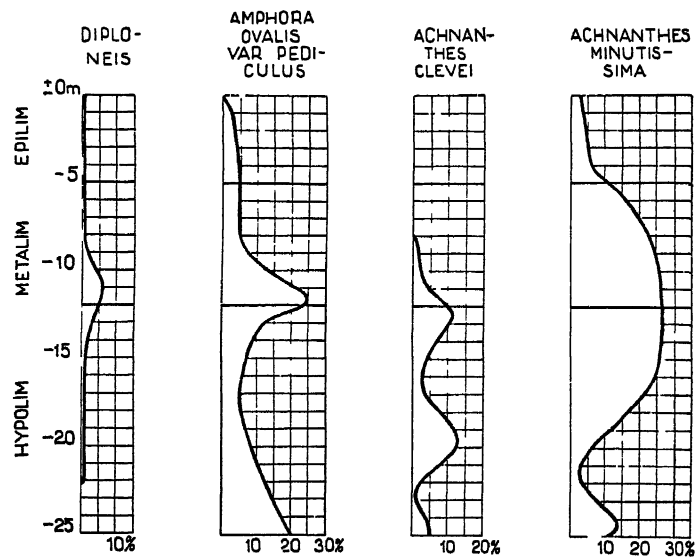



Fig. 2.

Die in Fig. 2. dargestellten Kurven lassen erkennen, dass die *Diploneis* Arten ausgesprochene Maxima in unteren Teil des Metalimnions zeigen. *Achnanthes Clevei* und *-minutissima* zeigen wohl ein häufiges Vorkommen im Metalimnion, ihre Maxima liegen aber im Hypolimnion. *Amphora ovalis* var. *pediculus* weist Maxima einerseits in den unteren Schichten des Metalimnions, anderseits in den unteren Schichten des Hypolimnions auf. Im folgenden wird ein kurzer Überblick über die Diploneis-Arten und über Amphora ovalis par. pediculus gegeben.

*Diploneis elliptica (Kütz.)Cleve, -ovalis (Hilse)Cleve, -oculata(Breb). Cleve,* und *marginestriata Hustedt* sind die hier vorkommenden Arten. Aber nur die beiden ersten Arten spielen eine grössere Rolle im Aufbau der Biocönosen.

Das Verbreitungsgebiet dieser Diploneis-Arten erstreckt sich von der Oberfläche des Wassers bis zu einer Tiefe von 22 Metern. Das Maximum

liegt zwischen 10 und 12 Metern, beträgt aber lediglich 5 %. In dieser Zone kommen *Diploneis elliptica* und *-ovalis* gemeinsam vor. In einer Tiefe von 12 Metern und in noch grösseren Tiefen findet sich nur *D. elliptica*.

*Amphora ovalis var. pediculus Kütz.* — Diese allgemein verbreitete Diatomeae kommt in allen untersuchten Wassertiefen von der Oberfläche bis zu einer Tiefe von 25 Metern vor. Die Maxima liegen in einer Tiefe von 12 Metern mit 25 % und 25 Metern mit 20 %. Von der Oberfläche bis in eine Tiefe von 8 Metern beträgt das Vorkommen weniger als 10 %.

Im Epilimnion findet sich A. ovalis var. pediculus in ziemlich hohem Prozentsatz (25 %) auf der Unterseite der Steine vor. Im Metalimnion kommt diese Art in einer Menge von 5—10 % auf der Flanke der Steine vor, auf der Unterseite der Steine fehlt sie gänzlich. Das Vorkommen im Epilimnion auf der Unterseite der Steine und im Metalimnion auf den Flanken der Steine spricht dafür, dass diese Art Licht gegenüber nicht sehr anspruchvoll ist.

### *Die Charakterarten des Hypolimnions.*

Im Hypolimnion konnten, wie die Tabell 3 zeigt, in hinreichender Länge 15 Arten beobachtet werden, seltener treten 24 Arten auf. *L. Geitler* (1928) erwähnt in seiner Arbeit über die Tiefenflora an Felsen im Lunzer Untersee, dass unter den Diatomeen hauptsächlich die folgende Formen vorherrschen: *Achnanthes Clevei*, *Caloneis bacillum*, *Cymbella sinuata*, *Diploneis elliptica*, *Epithemia Muelleri*, *Eunotia gracilis*, *Navicula minima var. atomoides*, *Navicula tuscula* (formae minores), *Gomphonema abbreviatum*+. — Die vom *L. Geitler* überprüften Proben stammen von 10—15 m Wassertiefe, und wurden am Nordufer des Sees bei der Steinbauernhöhe gesammelt. Die kurzen Hinweise *Geitlers* über die dort am häufigsten auftretenden Diatomeen zeigen mit mienen Ergebnissen grosse Übereinstimmung. Die Charakterarten des Hypolimnions, der gleichmässig temperierten Wasserschicht, die den Oberflächenwirkungen entzogen ist, treten deutlich hervor. Die Verbreitungsgebiete dieser Arten liegen in Tiefen unterhalb 5—8 Metern. Diese Arten meiden stärkere Lichtintensitäten, wenn sie in oberflächennahen Schichten auftreten.

*Achnanthes minutissima Kütz.* kommt in allen untersuchten Tiefen bis zu einer Tiefe von 25 m vor. Der Verbreitungsbereich ist ganz charakteristisch. An der Oberfläche kommen nur 2 bis 3 % vor, in der Tiefe von 5 m bereits 10 %, in 7 m Wassertiefe liesse sich 20 bis 25, bei 12 m Wassertiefe 35 % und bei 14 m Tiefe 60 % feststellen. Aus diesen Angaben, ebenso wie aus der Fig. 2. ist zu entnehmen, dass die prozentuelle Häufigkeit von der Oberfläche bis zu 15 m Wassertiefe ziemlich regelmässig ansteigt

Von 15 m Wassertiefe beginnt eine Abnahme, die auch gleichmässig bis zu 19 m verläuft. Zwischen 19 und 25 m treten 3 bis 15 % auf. Bei *A. minutissima* handelt es sich um eine der im See am stärksten verbreiteten Arten. Grosse Mengen treten an der Oberfläche von Felsstücken auf, während *A. microcephala* in Mengen auf verschiedenen Fadenalgen vorkommt.

Aus diesen Angaben geht hervor, dass *A. minutissima* ein typischer Bewohner des Hypolimnions ist.

Besonders interessant ist die Art der Verbreitung an den Flanken und an der Unterseite der Steine. Im Epilimnion findet sich A. minutissima stets an der Unterseite des Steines. So konnte ich z. B. an der Unterseite des Steines in einer Wassertiefe von 3 m 76%, bei 4 m 45%, bei 5 m 25% beobachten. Im Epilimnion findet sich A. minutissima an der Unterseite der Steine allgemein vor, hingegen lässt sich dasselbe im Metalimnion an der Unterseite der Steine in quantitativ nachweisbaren Mengen nicht feststellen. — An der Flanke der Felsstücke liessen sich in einer Tiefe von 6 m 61%, bei 7 m 91%, in 8 m 70% und in 9 m Tiefe 60% beobachten. Diese Angaben weisen darauf hin, dass A. minutissima eine der häufigsten Arten unseres Sees ist. — Unterhalb von 9 m konnte ich A. minutissima weder an der Unterseite noch an den Flanken des Steines in grösseren Mengen nicht feststellen. Im Hypolimnion kommt diese Art auch nur an der Oberfläche der Steine vor. Es erscheint bemerkenswert, dass *A. minutissima im Epillimnion an der Unterseite der Steine vorkommt, im Metalimnion jedoch auch in bedeutenden Mengen an der Flanke des Steines, während sie in dieser Region auf der Unterseite der Steine bereits fehlt. Unterhalb von 12 m finden wir A. minutissima mehr an der Oberseite der Steine.*

*Achnanthes Clevei Grun.* — Die Verbreitung dieser Art ist unregelmässig. Die ersten Exemplare kommen in einer Tiefe von 8 m vor. Bei 12 m ist bereits ein Maximum mit 8% erreicht. Dieser Prozentsatz sinkt in den folgenden Schichten wieder etwas; in 19 bis 20 m Wassertiefe tritt jedoch wieder ein neues Maximum mit 13% auf. Dieser Prozentsatz sinkt wieder stark; bei 25 m Wassertiefe kommen jedoch noch immer 5% vor. *Achnanthes Clevei* tritt nie massenhaft auf, ist aber *typisches Mitglied der Tiefenbiocoenosen* anzusehen.

*Gomphonema abbreviatum Agardh? Kütz.* beginn im Lunzer Untersee bei einer Tiefe von 4 Metern, zwischen 8 und 10 tMetern nimmt die Individuenzahl rasch zu. Das Maximum liegt mit 73% bei 12 Metern. Von der Tiefe des Vorkommens wurde bei 24 Metern gefunden. Es se darauf hingewiesen, dass das Vorkommen dieser Art an das Vorkommen der Wirtspflanze *Cladophora aegagropila* gebunden ist. Es liess sich be-

obachten, dass *Cladophora* in einer Tiefe von 12 Metern dicht von *Gomphonema abbreviatum* überwucht war. Unterhalb von 20 m verschwindet *Cladophora aegagropila ;* nur vereinzelt kommt eine Kolonie vor, die aber nur schwach besiedelt ist.

*Achnanthes lanceolata var. elliptica Cleve* kommt direkt auf Felsen und Steinen vor. In Tiefen von 5—8 m findet sie sich nur spärlich vor, das Vorkommen nimmt aber unterhalb 8 m mit zunehmender Tiefe bis etwa 18 m stark zu. (Fig. 3.) Zwischen 18 und 23 m sind nur geringe

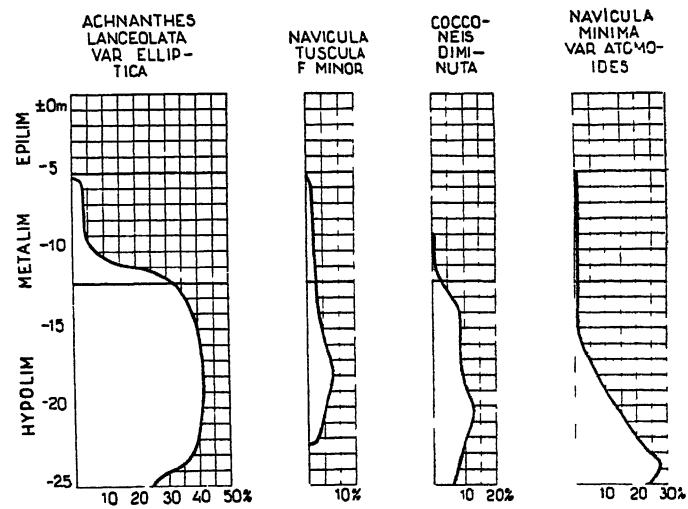



Fig. 3.

Unterschiede festzustellen. Das Maximum, dass nicht besonders deutlich ausgeprägt ist, liegt mit 40% in einer Tiefe von etwa 21 m. In einer Tiefe von 24 m erfolgt eine rasche Abnahme, bei 25 m betrug das Vorkommen jedoch immer noch 25%. Daraus lässt sich entnehmen, dass wir in *Achnanthes lanceolata var. elliptica ein typisches Mitglied der Tiefenbiocoenose* zu sehen haben.

*Navicula tuscula fo. minor (Ehr.)Grun.* — kommt zwischen 5 und 22 m vor. Das wenig deutlich ausgeprägte Maximum liegt mit 8% in einer Tiefe von 17 m. In einer Tiefe von 23 m verschwindet N. tuscula fo. minor vollkommen.

*Cymbella sinuata Gregory* — tritt erst in einer Tiefe von 6 m auf. Das Vorkommen ist im allgemeinen ziemlich gleichmässig. Das Maximum liegt mit 3% bei 16 und 25. m

*Eunotia gracilis (Ehr.) Rabh.* kommt nur in einem Bereich von 16—22 m Tife vor. In einer Tiefe von 22 m liegt das Maximum mit 4 %. E. gracilis dringt in weitere Tiefen nicht vor.

*Cocconeis diminuta Pant.* — setzt bei einer Tiefe von 9 m ein. Bei 13 und 20 m Tiefe ist das Vorkommen ziemlich gleichmässig, das Maximum mit 12 % liegt in einer Tiefe von 20 m. Bei 25 m betrug das Vorkommen noch 8 %, was im Hinblick auf die geringe Anzahl von Spezies, die in dieser Tiefe vorkommen, einen ziemlich hohen Wert darstellt.

*Navicula minima var. atomoides (Grun.) Cleve* — stellt unter den behandelten Arten jenen Vertreter dar, der die tiefen Regionen des Sees bevorzugt. Das Vorkommen ist in dem Berreich von 5—15 m nur gering. In den tiefer gelegenen Schichten nimmt die Anzahl der Individuen langsam, aber gleichmässig bis zu einer Tiefe von 24 m zu, wo mit 28 % das Maximum liegt. In den anschliessenden Schichten wird ein leichter Rückgang bis auf 23 % in einer Tiefe von 25 m festgestellt.

*Hinweise auf die Zusammenhänge, die zwischen dem Vorkommen der behandelten Arten und den Licht-, Temperatur- und Sauerstoffverhältnissen im Lunzer Untersee bestehen.*

Über die Lichtverhältnisse des Lunzer Untersees sind wir aus einigen Arbeiten an der Biologischen Station ziemlich gut informiert. In Fig. 4. wird die graphische Darstellung der spektralen Lichtverteilung in einigen

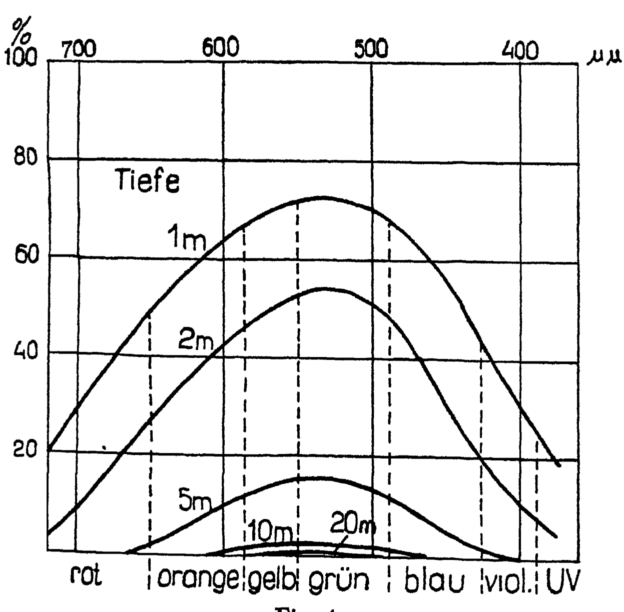



Fig. 4.

Tiefen gezeigt. (Nach Messungen F. Saubere, F. Ruttnera 1940. 14.) Aus dieser Darstellung kann entnommen werden, rdass Zusmmensetzung und Intensität des Lichtes mit der Tiefe stark variieren. Am besten wird Grün durchgelassen, so dass in Tiefen unter 10 m praktisch nur grünes Licht vorhanden ist. Dies ist für die Ökologie der Tiefenbiocoenosen von grösster Bedeutung. Es entspricht durchaus den Anschauungen über chromatische Adaptation, dass unter 10 m die grünen Algen stark zurücktreten und im grünen Dämmerlicht um 20 m nur mehr rote, gelbe und braune Arten gefunden werden. Unter 20—22 m herrschen gelblichbraune Algen vor. Die Diatomeen haben dort dunkelbraune Chromatophoren. — *Die Diatomeen dringen in die grössten Tiefen vor.* Man kann sagen, dass im Lunzer Untersee in einer Tiefe von 20 bis 25 m die Diatomeen den grössten Anteil der Tiefenbioceonose ausmachen. *L. Geitler* sagt in seiner Arbeit über die Mikrophyten-Biocoenose der *Fontinalis*-Bestände des Lunzer Untersees : »Das Vorkommen der Diatomeen hat nicht allein in der tiefen Temperatur seinen Grund ; es ist erst dadurch ermöglicht, dass die Formen braune Chromatophoren besitzen, die das an roten Strahlen arme Licht in der Tiefe ausnützen können. Auch ihr Vorkommen fügt sich durchaus in den Rahmen einer Biocoenose, die hauptsächlich durch das Licht bedingt ist.« (1922. 690.)

Was die *Wassertemperatur* des Lunzer Untersees während meiner Beobachtungszeit vom 23. August 1943, 11 Uhr betrifft können wir, aus der von der Biologischen Station aus durchgeführten Messungen folgendes mitteilen:

| | |
|---|---|
| 0 m | 19,6° |
| 1 m | 19,6 |
| 2 m | 19,6 |
| 3 m | 19,3 |
| 4 m | 17,7 |
| 5 m | 16,7 |
| 6 m | 15,1 |
| 7 m | 13,5 |
| 8 m | 12,5 |
| 9 m | 11,5 |
| 10 m | 11,0 |
| 11 m | 10,8 |
| 12 m | 10,2 |
| 15 m | 9,0 |
| 20 m | 6,7 |
| 25 m | 5,8 |
| 29 m | 5,6 |

Das für die Algenverbreitung in grösseren Wassertiefen vor allem das Licht und nicht die Temperatur den ausschlaggebenden Faktor darstellt, zeigen uns *F. Ruttner* und *L. Geitler* in ihrer Arbeit über die Cyanophyceen der Deutschen Lymnologischen Sunda-Expedition. Zu ähnlichen Ergebnissen kam auch *F. Hustedt* bei der Bearbeitung der DiatomeenFlora von Java, Bali und Sumatra (1938—1939). — Bei unseren Untersuchungen im Lunzer Untersee zeigte es sich nun, dass die für die Tiefen biocoenosen charakteristischen Diatomeen-Arten sehr weit

mit denen der tropischen Seen übereinstimmen, trotz der grossen Temperaturunterschiede zwischen den warmen tropischen Seen und dem verhältnissmässig kalten Lunzer See. Es zeigt sich also auch hier, dass es beim Vordringen einzelner Arten nicht auf die in der Tiefe herrschende Wassertemperatur, sondern auf die Lichtverhältnisse, die in diesen Zonen herrschen, ankommt.

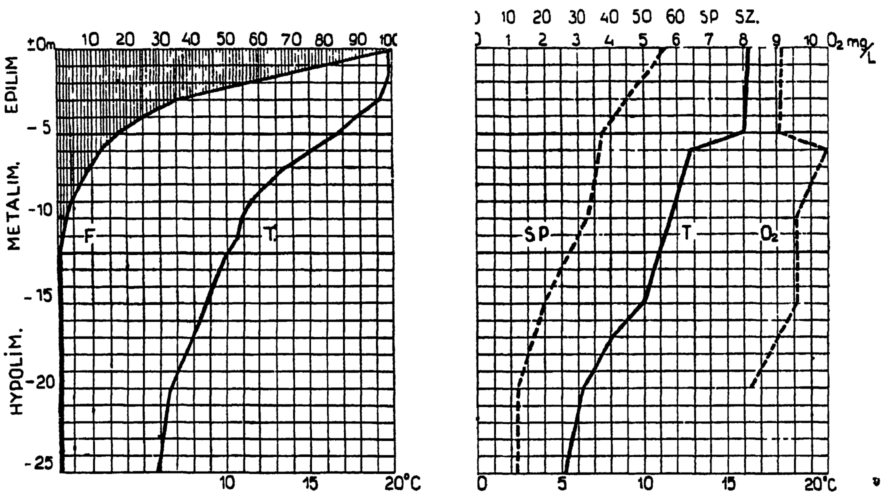



Fig. 5.

Da die $O_2$ Verhältnisse in den einzelnen Jahren im Lunzer Untersee seh einheitrlich sind, werden uns die Zahlen, die *H. Müller* (Beiträge zur Frage der biochemischen Schichtung im Lunzer Ober- und Untersee, Internat. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr. Bd. 36, 1938. 433—500) veröffentlicht hat, genügen. Die in Betracht kommende Daten (9. IX. 1930.) sind folgende:

| Tiefe | Temp. C° | $O_2$ mg/Liter |
|---|---|---|
| 0 m | 16,4 | 9.17 |
| 5 | 16,2 | 9,13 |
| 6 | 12,7 | 10,42 |
| 10 | 11,05 | 9,67 |
| 15 | 10,0 | 9,61 |
| 17 | 8,1 | 9,16 |
| 20 | 6,3 | 8,17 |
| 27·3 Grund | | |

Ich habe Herrn Professor *F. Ruttner* schriftlich gefragt, welche Rolle seiner Meinung nach die vertikale Verteilung des Sauerstoffes im Lunzer Untersee auf die vertikale Verteilung der Aufwuchsorganismen spielt. Seiner Erfahrung nach wird der Sauerstoff-Faktor erst bei einem Litergehalt von rund 1 mg deutlich begrenzend. Prof. Ruttner schreibt: »Jedenfalls kann man sagen, dass die $O_2$-Verteilung für die Algen im Lunzer Untersee belanglos ist.« Die betonte 1 mg Differenz kommt nur in Tiefen zwischen 0 und 20 m vor. Die rotbunten Biocoenosen beginnen schon im Tiefen von 10—12 m.

*Die Unterschiede der Aufwuchsorganismen in ihrer Beziehung zu den Lichtverhältnissen.*

Totales Licht beansprucht die *Rivularia-Calothrix-Scytonema* Assoziation. Ihre Charakterdiatomeen sind: *Gomphonema gracile var. aurita* und *Cymbella* affinis. — *Die Schizothrix*-Assoziation beginnt unter der *Rivularia*-Zone. Die Anforderungen, die an die Belichtungsverhältnisse gestellt werden, sind noch gross. Das tiefste unveränderte Auftreten dieser Assoziation findet sich bei 6 m Tiefe, wo 12 % der Lichtintensität der Oberfläche herrscht.

Weiter unten — in der Region zwischen 8—9 m wo nur mehr 5—8 bis 4,1 % der Lichtintensität der Oberfläche herrscht, zeigt die Assoziation ein verändertes Bild. Es treten Elemente des Epilimnions und des Hypolimnions gemeinsam auf, ohne dass man von einer einheitlichen charakteristischen Zusammensetzung sprechen könnte.

In den Regionen, wo das Licht nur mehr 2 bis 0,8 % der Lichtintensität der Oberfläche ausmacht, können keine Assoziationen zustande kommen, welche durch normal gefärbte Grün- und Blaualgen gekennzeichnet sind. Eine Wassersäule von 8 bis 10 m Höhe absorbiert die roten und blauen Teile des Sprektums vollkommen. Die qualitativ veränderten Lichtverhältnisse sind die Ursache für die Ausbildung ganz bestimmter Biocoenosen, in denen Formen vorherrschen, welche durch braune Pigmente, durch chromatische Adaptation, durch Erhöhung des Gesamt-Chlorophyllmenge die Lichtbedingungen der Tiefe auszunützen in der Lage sind.

Die Zellen, Fäden, Aestchen von gelblichgrüner *Gongrosira de Baryana*, blauroter *Lyngbya Lachneri*, braunvioletter *Chantransia chalybea* var. *profunda*, blaugrüner *Hyella*, purpurroter *Chloroglea purpurea*, schwarzgrüner *Cladophora* aegagropila sind innig verflochten zu einem prachtvollen Mosaik. In diesem bunten Farbenmosaik herrscht die rote und braune Farbe vor, während Grün stark im Hintergrund steht. — In den

grossen grünen *Gongrosira*-Flächen liegen massenhaft kleine Individuen von *Amphora ovalis* var. *pediculus*. Die tiefgrünen Aestchen von *Cladophora aegagropila* sind mit dichten braunen Überzügen von Gomphonema abbreviatum bedeckt. Die schlanke *Cymbella sinuata* und die sehr kleine *Achnanthes minutissima* sind in zahlreichen kleinen Exemplaren über das ganze prachtvolle mosaikartige Bild verstreut.

Von den Diatomeen zeigte *Diploneis elliptica* und -ovalis bei einer Lichtintensität von 2 % in einer Tiefe von 11 m das Maximum. *Amphora ovalis* var. *pediculus* bei einer Lichtintensität von 1,4 % in einer Tiefe von 12 m, *Cymbella sinuata* bei einer Intensität von 0,98 % in einer Tiefe von 13 m, Achnanthes minutissima bei einer Intensität von 0,5 % in einer Tiefe von 14 m.

Ein wesentlich geringer Bruchteil der Lichtintensität, nämlich 0,17 bis 0,18 können vordringen bis in eine Tiefe von 18—20 m. Violett, Rot und Braun sind die vorherrschenden Farben dieser Biocoenosen. *Chloroglea-Chantransia-Pleurocapsa* treten in den Vordergrund. Begleitend finden sich vor : *Navicula tuscula fo. minor* bei 0,17 %, *Achnanthes Clevei* bei 0,12 % und *A. lanceolata var. elliptica* bei 0,08 %.

In einer Tiefe von 20 m, wo nur mehr 0,08 % der Lichtintensität der Oberfläche herrschen, beträgt *Achnanthes lanceolata* var. *elliptica* mehr als $^3/_4$ aller vorkommenden Individuen. In eine Tiefe von 25 m dringt nur 0,01 % der Lichtintensität vor. Die roten, blauen und orange und violetten Komponenten des Spektrums fehlen. »Bei 20 m findet man nur mehr Grün und etwas Gelb, auch diese in einem ganz geringen Prozentsatz ; alle anderen Spektralbereiche sind verschwunden.« (Nach Messungen von F. Sauberer und F. Ruttner 1940. 14.). In diesem Bereich, in den nur grüne Strahlen eindringen, kommen nur Diatomeen mit braun gefärbten Chromatophoren vor. Die vorherrschende-Farbe der Lebensgemeneinschaft ist dunkelbraun. Die Arten *Cocconeis diminuta* erreichen bei 0,06 %, *Eunotia gracilis* bei 0,04 %, *Navicula minima* var. atomoides bei 0,02 % ihre maximale Entwicklung. Die kleinen Individuen dieser Diatomeen liegen mit Gallerten den Steinen fest und behaupten sich im Existenzkampf als letzte Pioniere in dieser Dämmerzone, wo nur mehr grünes Licht herrscht.

In den Tabellen (Nr. I—III.) bringen wir folgende Gegenüberstellung :

*Tabelle I.*

Übersicht über die Tiefenverhältnisse, bei denen *das Vorkommen der* einzelnen Arten einsetzt. Gegenüberstellung der Tiefe in Meter und der herrschenden Lichtintensität in % der Lichtintensität der Oberfläche :

| ARTEN | Wassertiefe in Meter | % des Oberflächenlichtes |
|---|---|---|
| Cymbella affinis<br>Gomphonema gracilis<br>Denticula tenuis var. crassula<br>Nitzschia angustata, — palea<br>Epithemia sorex, -turgida, -zebra<br>Achnanthes microcephala, -minutissima<br>Amphora ovalis var. pediculus | 0 m | 100 % |
| Achnanthes lanceolata var. elliptica<br>Navicula minima var. atomoides<br>Navicula tuscula fo. minor | 5 m | 17% |
| Cymbella sinuata | 6 m | 12% |
| Gomphonema abbreviatum | 7 m | 8,3% |
| Achnanthes Clevei | 8 m | 5,8% |
| Cocconeis diminuta | 9 m | 4,1% |
| Eunotia gracilis | 16 m | 0,34% |

*Tabelle II.*

| ARTEN | Wassertiefe in Meter | % des Oberflächenlichtes |
|---|---|---|
| Cymbella affinis<br>Gomphonema gracile var. aurita | 0 m | 100% |
| Denticula tenuis var. crassula | 3 | 34 |
| Nitzschia angustata, -plaea | 4 | 24 |
| Epithemia sorex, -zebra, turgida | 5 | 18 |
| Achnanthes microcephala | 5,5 | 15 |
| Diploneis elliptica, -ovalis | 11 | 2 |
| Amphora ovalis var. pediculus<br>Gomphonema abbreviatum | 12 | 1,4 |
| Cymbella sinuata | 13 | 0,98 |
| Achnanthes minutissima | 14 | 0,68 |
| Navicula tuscula fo. minor | 18 | 0,17 |
| Achnenthes Clevei | 19 | 0,12 |
| Achnenthes lanceolata var. elliptica | 20 | 0,08 |
| Cocconeis diminuta | 21 | 0,06 |
| Eunotia gracilis | 22 | 0,04 |
| Navicula minima var. atomoides | 24 | 0,02 |

Übersicht über die Tiefenverhältnisse, bei denen *das Maximum des Vorkommens für die einzelnen Arten* zu verzeichnen ist. Gegenüberstellung der Tiefe in Meter und der herrschenden Lichtintensität in % der Lichtintensität der Oberfläche.

*Tabelle III.*

Übersicht über die Tiefenverhältnisse, *bei denen die Lebensbedingungen für die einzelnen Arten aufhören.* Gegenüberstellung der Tiefe in Meter und der herrschenden Lichtintensität in % der Lichtintensität der Oberfläche.

| ARTEN | Grenzen des quantitativ nachweisbaren Vorkommens | | Grenzen des qualitativ nachweisbaren Vorkommens | |
|---|---|---|---|---|
| | Wassertiefe in Meter | % des Oberflächenlichtes | Wassertiefe in Meter | % des Oberflächenlichtes |
| Cymbella affinis ........... | 6 m | 12% | 21 m | 0,06% |
| Denticula tenuis var. crassula | 8 | 5,8 | 8 | 5,8 |
| Nitzschia angustata, -palea | 8 | 5,8 | 20 | 0,08 |
| Gomphonema gracile var. aurita ................. | 9 | 4,1 | 9 | 4,1 |
| Epithemia sorex, -trugida, -zebra ................ | 11 | 2,00 | 14 | 0,68 |
| Diploneis elliptica ........ | 19 | 0,12 | 22 | 0,04 |
| Navicula tuscula fo. minor<br>Eunotia gracilis ......... | 22 | 0,04 | 22 | 0,01 |
| Gomphonema abbreviatum<br>Caloneis bacillum ........ | 24 | 0,02 | 25 | 0,01 |
| Achnanthes lanceolata var. elliptica ...............<br>Navicula minima var. atomoides .............<br>Amphora ovalis var. pediculus ..............<br>Achnanthes minutissima, A. — Clevei ............<br>Achnanthes microcephala .<br>Cymbella sinuata, Caloneis bacillum | 25 | 0,01 | | |

Beim Betrachten der Kurven fällt auf, dass bei einzelnen Arten *(Cymbella affinis, Denticula tenuis* var. *crassula, Nitzschia angustata, -palea, Epithemia sorex, -zebra, -turgida, Diploneis elliptica)* das Verbreitungsmaximum zwar im Epilimnion liegt, dass aber diese Arten vereinzelt noch bis tief ins Hypolimnion vordringen. Deshalb ist es vorteilhafter derartige Tabellen so aufzubauen, dass einerseits die Grenze des Quantitativ nachweisbaren Vorkommens und andererseits auch die Grenze des nur mehr qualitativ nachweisbaren Vorkommens der einzelnen Arten daraus zu ersehen sind.

Was die Angaben über die Lichtprozente anbelangt, so stammen die Messungen *Sauberers* aus dem Jahr 1937—38. und stellen Durchschnittswerte bei mittlerer Sichttiefe dar. Zur Zeit meiner Messungen (1943) war die Sichttiefe im Lunzer Untersee besonders gross. Sie betrug ungefähr 14 m.

Um sich die Verhältnisse der in den tieferen Wasserschichten des Sees herrschenden Lichtintensitäten zu vergegenwärtigen erscheint ein *Vergleich mit den in verschiedenartigen Waldbeständen auftretenden Lichtintensitäten* interessant. Die folgenden Angaben geben einen kurzen Überblick über die Unterschiede, die in dieser Hinsicht zu verzeichnen sind:

| | | |
|---|---|---|
| Föhrenbestand, 50—60 jährig ........ | 27 % | (Sauberer, 1937) |
| Alte Weisspappelau, 60—70 jährig .... | 21 % | » |
| Junge Weispappel- und Erlenau 8—10 jährig ........................... | 1,2 % | » |
| Junge Weispappel- und Erlenau mit zweitem Kronendach aus Hollunder . | 0,15 % | » |
| Fichtenjungwald, sehr dicht .......... | 0,16—0,75 % | » |
| Alter Buchenwald, dicht ............. | 2—5 % | (n. Trapp, 1938) |

In den untersuchten Beständen mit Lichtintensitäten unter 1 % des Wertes im Freien war schon keinerlei Unterwuchs mehr vorhanden. Die Helligkeit genügte dort den Ansprüchen phanerogamer Pflanzen nicht mehr. Wenngleich infolge der Lichtfilterwirkung des Wassers und der Kronendächer der Wälder ein strenger Vergleich nicht möglich ist, ohne dass man bestimmte Spektralbereiche aus dem Tageslicht herausgreift, kann man doch die Helligkeiten im Wasser mit jenen im Walde ungefähr folgendermassen grob vergleichen:

| Wassertiefe: | | Wald bezw. Bestand: |
|---|---|---|
| 3,5 | m | Föhrenwald |
| 4,5 | m | alte Weispappelau |
| 9—11 | m | alter Buchenwald |
| 12,5 | m | junge Au (Weisspappel u. Erle) |
| 12—18 | m | junger Fichtenwald |
| 18,5 | m | junge Au mit zweitem Kronendach |

So geringe Lichtintensitäten wie in den Tiefen unter 20 m kommen erfahrungsgemäss im Walde nur an teilweise verdeckten Stellen wie z. B. in Asthöhlen u. dgl. vor.

## LITERATUR

*Biebl, R.:* Ökologische und zellphysiologische Studien an Rotalgen der englischen Sudküste. Beih. Bot. Zentralb. Bd. 57, Abt. A. 1937.

*Biebl, R.:* Über die Temperaturressistenz Meeresalgen verschiedener Klimazonen und verschiedtn tiefen Standorte. Jahb. f. wiss. Bot.Bd. 88. — 1939.

*Biebl, R.:* Protoplasmatische Ökologie der Meeresalgen. Ber. d. D. Bot. Ges. Bd. LVII. 1. 1939.

*Brehm, V.:* Einführung in die Limnologie. Berlin, 1930.

*Brehm, V.* und *F. Ruttner:* Die Biocoenosen der Lunzer Gewässer. Internat. Revue d. ges. Hydrobiol. Bd. 16. 1926.

*Cholnoky, B.:* Beiträge zur Kenntnis der Bacillarien-Kolonien. Fol. Cryptogamica L. 1924. Szeged.

*Cholnoky, B.:* Untersuchungen über die Ökologie der Epiphyten. Arch. f. Hydrobiol. Bd. 18. 1926.

*Cholnoky, B:* Beiträge zur Kenntnis der Bacillariaceen-Kolonien. Hedwigia (Dresden) Bd. 67. 1927.

*Cholnoky, B.:* Epiphyten-Untersuchung im Balatonsee. Internat. Rev. Hydrobiol. Bd. 22. 1929.

*Ehrke:* Die Einwirkung der Temperatur und des Lichtes auf die Atmung und Assimilation der Meeresalgen. (Planta. Bd. 32. 1930.

*Findenegg, I.:* Untersuchungen über die Ökologie und die Produktionsverhältnisse des Planktons im Kärtner Seengebiete. Int. Revue Hydrobiol Bd. 13, 1943.

*Geitler, L.:* Die Mikrophyten-Biocoenose der Fontinalis-Bestände des Lunzer Untersees und ihre Abhängigkeit vom Licht. Int. Revue Hydrobiol. Bd. 1922.

*Geitler, L.:* Über Vegetationsfärbungen in Bächen, Biologia Generalis Bd. 3. 1927.

*Geitler, L.:* Über die Tiefenflore an Felsen im Lunzer Untersee. Arch. f. Protistk. Bd. 62. 1928.

*Geitler, L.* und *F. Ruttner:* Die Cyanophyceen der Deutschen Limnologischen Sunda-Expedition. Arc. f. Hydrobiol. Suppl. 1922,1935.

*Gessner:* Die Beziehung zwischen Lichtintensität und Assimilation bei submersen Wasserpflanzen. Jahrb. f. Wiss. Bot. Bd. 86. 1938.

*Götzinger, G.:* Geomorphologie der Lunzer Seen und ihres Gebietes. Wien. 1912.

*Hustedt, F.:* Die Bacillariaceen-Vegetation des Lunzer Seengebietes. Internat. Rev. Hydrobiol. Bd. X. 1922.

*Hustedt, F.:* Bacillariophyta (Diatomeae) im A. Pascher Süsswasser-Flora Mitteleuropas H. 10. 1930. Jena.

*Hustedt, F.:* Die Kieselalgen Deutschlands, Österreichs und der Schweiz mit Berücksichtigung der übrigen Länder Europas, sowie der angrenzenden Meeresteile

Dr. L. Rabenhorts Kryptogamen-Flora v. Deutschland, Österreichs u. d. Schweiz. Leipzig Bd. VI—1927.

*Hustedt, F.* : Systematische und ökologische Untersuchungen über die Diatomeen-Flora von Java, Bali und Sumatra. Arch. f. Hydrobiol. Suppl. Bd. XV. Tropische Binnengewässer, Bd. VII. 1938— 1938/39.

*Kann, E.* : Zur Ökologie des litoralen Algenaufwuchses im Lunzer Untersee. Internat. Revue Hydrobiol. Bd. 28. 1933.

*Montfort, C.* : Fucus und die physiologische Lichteinstellung der Wasserpflanzen. Studien zur vergleichenden Oekologie der Assimilation. Jahrb. f. wiss. Botanik Bd. 71. 1929.

*Montfort, C.* : Die Ausnützung grünen Lichtes bei braunen Zellen in Hinblick auf den Energiegewinn durch den Fucoxanthin-Eiweisskomplex. Planta, Bd. 32. 1941—42.

*Lauterborn, R.* : Die Kalksinterbildungen an den unterseeischen Felswänden des Bodensees und ihre Biologie. Mit. d. Bad. Landesvereins f. Naturh. und Natursch. Freiburg. Br. 1922. N. F. 1. 1929.

*Müller, H.* : Beiträge zur Frage der biochemischen Schichtung im Lunzer Ober- und Untersee, Internat. Rev. Hydrobiol. Bd. 26. 1938.

*Oberdorfer, E.* : Lichtverhältnisse und Algenbesiedelung im Bodensee. Zeitschr. f. Bot. Bd. 20. Jäna, 1928.

*Rehbronn, E.* : Beiträge zur Fischerbiologie märkischer Seen. — II. Das natürliche Nahrungsangebot, insbesondere der Aufwuchs und die Ernährung der Fischnährtiere im Litoral eines eutrophen Sees. I. Zeitschr. f. Fischerei u. d. Hilfswissenschaften Bd. XXXV. 1937.

*Ruttner, F.* : Das Plankton des Lunzer Untersees. Internat. Rev. Hydrobiol. Bd. 23. 1929—30.

*Ruttner, F.* : Grundriss der Limnologie. Berlin. 1940.

*Pascher, A.* : Über das regionale Auftreten roter Organismen in Susswasserseen. Bot. Arch. 1930.

*Sauberer, F.* : Zur Kenntnis der Strahlungsverhältnisse in. Pflanzenbeständen Bioklimatische Beiblätter, H. 4. 1937. Braunschweig.

*Sauberer, F.* und *F. Ruttner* : Die Strahlungverhältnisse der Binnengewässer. 1941. Leipzig.

*Thomasson, A.* : Methoden zur Untersuchung der Mikrophyten der limnischen Litoral- und Profundalzone. Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. IX. Teil 2, 1. Hälfte, Heft 4. 1926.

*Zimmermann, W.* : Über Algenbestände aus der Tiefenzone des Bodensees. Zeitschr. f. Bot. Bd. 20. 1927.

## ВЛИЯНИЕ СВЕТОВЫХ УСЛОВИЙ НА ОБРАЗОБАНИЕ БИОЦЕНОЗОВ

Габор Семеш

Ботанический Научно-Исследователский Институт, Вацратот

### (РЕЗЮМЕ)

Микрофитные биоцэнозы эпи,— мета- и гипо-лимниона сильно разнятся друг от друга. Главную роль в этой дифференциации играет свет.

1. *Епилимнион.* Биоцэноз проявляет характер оптимального биотипа. Зона самая богатая видами и особями. Самое густое скопление нарастания лежит между 2—5 м. Характерные диатомеи суть:

Cymbella affinis, Gomphonema gracile var. aurita, Denticula tenuis var. crassula, Nitzschia angustata, — pa ca, Epithemia sorex, — trugida, — zebra, Achnanthes m crocephala.

Как верхндя, так и нижндя сторона камней обросли. Господствующие в эпилимнионе интенсивности света следующие: 3 м—34%, 5 м—18%.

2. *Металимнион.* Представляет собой переходную ступень между эпи- и гипо-лимнионом, не только в химическом и термическом отношении, но также

с точки зрения световых условий. То-же действительно по отношению образовани биоцэнозов. Интенсивности света составляют здесь: 6 м ... 12%, 9 м ... 4,1 12 м ... 1,4%.

В мэталимнионе только верхная и боковая сторона камней показь нарастание

3. *Гиполимнион.* Сфера в глубине 10-до 12-ти м входит уже в зону по мрака. На этой глубине красные и синие составные части спектра уже соверше выключены. Лучше всего пропускается зеленый цвет, так, что на глубинах бол 10 м, собственно говоря, существует лишь зеленый свет. Глубже 10 м. зеле водоросли образуются гораздо реже.

Количественно измененные световые отношения обуславливают образов совершенно определенных биоцэнозов, у которых господствуют формы, которые состоянии использовать световые условия глубины, благодаря коричневым пигментам, хроматическому приспособлению, повышению содержания хлорофиля или простому увеличению совокупного количества хлорофиля.

Количественное изменение также значительно: 12 м ... 1,4%, 14 м ... 0,6 16 м .... 0,34%.

Здесь в гиполимнионе мы видим описанную Л. ГЕЙТЛЕРОМ пест, мозаичную картину цианофицеев, диатомеев, фэофицеев, хлорофицеев.

На 20 м глубины интенсивность света составляет только 0,08%

Здесь нарастание состоит преимущественно из диатомеев. Чаще в встречаемые представители этих глубинных биоцэнозов суть:

Diploneis elliptica, Navicula tuscula, fo. minor, Eunotia gracilis, Gomphonema abbreviatum, Cocconeis bacillum, Achnanthes lanceolata var. elliptica, Navicula mini var. atomoides, Amphora ovalis var. pediculus, Achnanthes minutissima, A cl Cymbella sinuata.

О вертикальном распределении планктона появилось большое количество различных работ, тогда как вертикальное расслоение биоцэнозов нараста особенно на значительных водяных глубинах, не было до сих пор предме более подробного исследования.

Следует ожидать, что вертикальное расчленение биоцэнозов нарастани выразиться отчётливее, чем планктона.

Однако, вынести окончательное суждение по этому вопросу, можно буде лишь тогда, когда мы будем располагать значительным количеством работ по этой области.

# ПОДХОДЯЩАЯ ПИТАТЕЛЬНАЯ СРЕДА ДЛЯ ОТДЕЛЕНИЯ ГРИБОВ ОТ БАКТЕРИЙ

Анна Чиллаг

Венгерский Научно-Исследовательский Институт Питания, Будапешт

(Поступило : 10, VII. 1950 )

После прививки питательной среде, исследуемого вещества, заженное сообща и грибами и бактериями мы часто убеждаемся, что стро развивающиеся бактерии покрывают всю искомую питательую среду еще раньше чем данный гриб успевает пробиться. При ом бактерии не только мешают отсчитыванию грибных культур, но репятствуют также своими продуктами обмена веществ типичному оазованию гриба.

В таком случае выделение искомого гриба может удаваться лишь агодаря многократной перепрививки. Для облегчения, или даже іного исключения этой дополнительной работы, мы стремились составить такую питательную среду, в которой хорошо развились-бы, как патогенный гриб, так и, находящиеся в продовольственных продуктах плесень, ферменты и т. д. в то время, когда присоединяющиеся чаще всего бактерии, не были бы совсем в состоянии же развивались-бы только слабо.

В результате наших исследований мы нашли, что следующая ит ельная среда наидоле подходящая : 100 гр. патоки, 900 гр. дест. $_2O$, 5 гр. $K\,H_2PO_4$, 2 гр. $Mg\,S\,O_4 \cdot 7\,H_2\,O$, 0,5 гр. $Ca\,NPO_4$, 0,5 гр $N\,H_4)_2\,HPO_4$, 1 см$^3$ $N\,H_4OH$.

Представляется не мало существенным точное установление $pH$ итательной среды. Для отделения патеогенных грибов от бактерий установливаем $pH$ с помощью 0,1 $n$ $H_2PO_4$. Для разведенияу же щенных грибных культур, самой подходящой среде является $pH$ и также с и 0,1 $H_2SO_4$. Для выделения находящейся в продоьственных продуктах плесени, оказалось более соответствующим, исление посредством молочной кислоты, потому что, таким образом, ше удается исключение бактерий молочной кислоты, чем окислением серной кислотой. При помощи молочной кислоты мы окисляем до $pH_4$. — Мы очищаем питательную среду — еще до установления $pH$ — а ивным углем и фильтрируем. Наконец мы прибавляем еще 2 $^1/_2$% а рагара.

По нашему опыту, в этой питательной среде замечательно процветают, как патогенные грибы, так и находящиеся в продовольственных продуктах плесень, ферменты и т. д. Их рост гораздо быстрее, чем в обыкновенно употребляемых грибных питательных средах. Особенных различий в зависимости от того, перепрививаем-ли мы чистые культуры, или первоначально исследуемое вещество мы не наблюдали.

После прививки первоначально исследуемых веществ — молока и молочных продуктов — и смешанной эмульсии бактерий и грибов, размножались лишь грибы и единичные виды бактерий, производящие молочную кислоту. Так как, при таком случае, мы переносили первоначально исследуемое вещество в питательную среду, то следует предполагать, что таким образом, перенесенное количество альбумина сделало возможным размножение бактерий.

Мы продолжаем наши опыты в этом направлении.

Эндре Фэер, адъюнкт при дерматологическом отделении госпиталя Св. Стефана, исследовал подробнее применение нашей питательной среды по отношению к патогенным грибам. Он нашел, что все патогенные грибы развиваются поразительно быстро; шпорные грибы растут, известным и до сих пор образом, тогда как нитчатые грибы показывают измененную морфологическую картину. В общем рост грибов гораздо быстрее, что ускоряет постановку диагноза. Он в будущем слдеает более подробное сообщение о своих опытах.

Павел Полони, руководитель бактериологического отделения Научного Института Питания, исследовал нашу питательную среду, с точки зрения гигиены питания. Он установил, что эта питательная среда обеспечивает для грибов, встречаемых в пищевых продуктах, возможность злективного разведения среди любой микрофлоры; в противоположности к другим питательным средам, в ней развиваются лучше и быстрее, как плесенные, так и ферментные грибы. Применением этой питательной среды можно, следовательно, лучше выяснить грибное загрязнение наших продовольственных продуктов и этим достичь ближе соответствующую действительность ориентироьочнию картину о их наличии.

Мы говорили выше об одной цельи наших опытов — составление лучшей, чем до сих пор, питательной среды для грибов.

В дальнейшем мы хотим говорить о наших методах для достижения нашей второй цели — устранения бактерий.

Мы стремились создать такие условия, которые были-бы оптимальные для грибов и неблагоприятные для бактерий. Мы должны были

считаться с тремя жизненными условиями: 1. составом питательной среды, 2. его температурой, 3. *pH* питательной среды. По нашим наблюдениям, желаемая цель может быть достигнута лишь учетом этих трех факторов.

1. Важныям с точки зрения наших намерений бактериями являются все гетеротрофии. Паразитные бактерии нуждаются в качестве источника и, в белке, большинство сапрофитов также нуждается в белке, пептоне, или, по крайней мере, в комплектной смеси аминовых кислот. Грибы удовлетворяются аминовыми кислотами или неорганическими иасточниками *N*. (G. Smith: An introduction to industrial mycology 1938). Наша питательная среда не содержит ни белка, ни пептона, а лишь некоторые находящиеся в патоке аминовые кислоты и неорганические аммониевые соли. Таким способом мы могли устранить часть бактерий. Доказательством служит факт, что когда мы прибавили к нашей питательной среде пептон, появились многочисленные бактерии. Таким-же образом разрастались бактерии в служащем, в кагестве контролы — агаре Сабуро.

2. Оптимум темперетуры человеческих и животных патогенных бактерий + 37С°, их границы размножения 15—40 С°. Оптимум, теплоты большинства пищевых бактерий также 22 С°, так, что одним доведением температуры до 22 С° устранение бактерий не было-бы еще достигнуто, в лучшем случае, могла-бы быть таким образом уменьшена быстрота размножения некоторых видов бактерий.

Доказательством служил факт, что, в удерживаемых в тождественной температуре культурах, развивалось больше, или меньше видов бактерий, в зависимости от состава питательной среды.

3. Оптимум *pH* большинства бактерий колебается между 7,2—7,8. Границы толераитиости: 5—8. Оптимум для грибов около 6. Однако, если бактерии располагают другими жизненными условиями, то некоторые их виды способны размножаться при весьма низком *pH* (1 таблица). Установление *pH* в нашей питательной среде очень затруднительно, из-за находящихся в патоке буферов. Прибавив агарагар, мы должны еще раз проконтролировать уже установленный *pH*, т. к. агарагар окисляет его на несколько десятых.

Наша таблица показывает поведение различных бактерий в питательных средах различных составов, различной кислоты, различных температур. Мы исследовали лишь те виды бактерий, которые либо часто встречаются в качестве присовокупляющейся инфекции, либо, с присутствием которых следует постоянно считаться.

## РАЗМНОЖЕНИЕ МИКРООРГАНИЗМОВ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СОСТОЯНИЯ СРЕДЫ, ТЕМПЕРАТУРЫ И pH

| Исследования микроорганизмов | Патоко агар | | | | | | Патоко + пептоно-агар | | | | Сабуро агар | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 5 pH | | 6 pH | | 8 pH | | 5 p H | | 6 pH | | 6 pH | |
| | 22 C⁰ 8дн | 37 C⁰ 48ч | 22 C⁰ 8дн | 37 C⁰ 48ч | 22 C⁰ 8дн | 37 C⁰ 48ч | 22 C⁰ 8дн | 37 C⁰ 48ч | 22 C⁰ 8дн | 37 C⁰ 48ч | 22 C⁰ 8дн | 37 C⁰ 48ч |
| B. typhi .... | O | O | O | O | след | + | O | + | O | + | след | + |
| B. Paratyphi A | O | O | O | O | O | след | O | след | + | + | след | + |
| B. Paratyphi B | O | O | O | O | O | O | след | + | + | + | + | ++ |
| B. Paratyphi C | O | O | O | O | O | O | O | O | + | ++ | O | след |
| B. Breslauiense | O | O | след | след | O | + | O | ++ | ++ | +++ | след | + |
| B. Coli ...... | O | O | + | + | ++ | +++ | O | + | O | + | ++ | ++ |
| Streptococcus haem ...... | O | O | O | O | след | + | O | след | + | + | O | след |
| Staphyl. aureus | O | след | след | след | след | + | ++ | +++ | ++ | +++ | след | + |
| Micrococcus tetragenus .. | O | O | O | + | O | O | O | O | + | ++ | + | ++ |
| Sarcina lutea . | O | O | след | + | ++ | ++ | O | + | след | + | + | ++ |
| B. pyocyaneus | O | O | O | O | O | O | O | O | след | след | O | O |
| B. proteus ... | O | O | O | O | след | + | +++ | +++ | ++ | ++ | + | ++ |
| B. diphteriae . | O | ++ | O | ++ | O | ++ | +++ | +++ | +++ | +++ | + | + |
| Corynebact. Hofmanni .. | O | O | O | O | след | + | O | O | + | + | O | O |
| B. mesenterius | O | ++ | след | + | + | + | O | +++ | + | ++ | + | + |

Из нашей таблицы можно узнать, какие виды мы устранили составом нашей питательной среды, какие были удалены низким *pH*, какие, наконец, не могли развиться из-за низкой температуры. Наглядные знаки на таблице показывают относящиеся друг к другу, интенсивности развития возникших колоний бактерий. Наши культуры, содержимые при 22 С°, мы наблюдали в течение 8 дней, содержимые при 37 С°, в течение 48 часов. Для устранения размножения бактерий, мы нашли подходящей нашу питательную среду составленную на *pH* 5. Мы нашли привитые в нее культуры, согержанные при 22 С, через 8 дней, свободными от колоний бактерий, если были привиты смешанные взвеси. Как мы уже упомянули, после прививки бактерий пищевых продуктов мы нашли несколько колоний бактерий, образующих молочную кислоту, но они росли так слабо, рядом с сильными культурами плесени, что они совсем не мешали отсчитыванию последних.

Мы хотим еще упомянуть, что — при отсчитывании смешанных взвесей бактерий и грибов — бактерии не могли размножиться но› однако, значительная их часть не погибла, привитые в соответствующую питательную среду, они снова начали размножаться.


### Рэзюме

Автор составил новую элективную питательную среду для грибов, в которой очень быстро растут, как сапрофитные, нитчатые и шпорные грибы, так и человеческие патогенные грибы. Рост грибов существенно быстрее, чем в применяемых до сих пор средах. В этой среде — при приведенных условиях — бактерии тифа, паратифа, бреслау, коли, стрептококка, стафилококки, пиоцианеус, мезентерик, протэй, как и несколько других, вообще не способны произрастать, так, что бактерии можно элиминировать простой привикой из, смешанно — грибами и бактериями — зараженного, исследуемого вещества.

Питатетная среда не содержит вообще ни белка, ни пептона, величина ее *pH* — 5, ее основная составная часть -- патока, кроме того,она содержит приведенные в докладе количества минеральных солей и $NH_4$ $CH$.

Преимущество питательной среды состоит в том, что наряду с быстрым ростом грибов, существует возможность быстрого и простого устранения загрязнения бактериями.


## MEDIUM — FOR THE CULTURE OF BACILLI — SUITABLE TO ISOLATE FUNGI FROM BACTERIA


By *Anna Csillag*

Food Research Institute in Budapest.



(SUMMARY)

The author prepared a new elective agar for fungi, in which the saprophite fibrous and sprouting fungi as well as the human disease-producing fungi develop very quickly. The growth of the fungi examined proved to be considerably quicker than in the media hitherto used. In the medium — under circumstances given — the typhus, paratyphus, breslau, coli, streptococcus, staphilococcus, pyocyaneus, mesentericus, proteus bacteria as also some more other bacteria are absolutely unable to grow, therefore they can be

eliminated from any research material infected with both fungi and bacteria by means of simple inoculation.

The medium contains no albumen or pepton at all, its *pH* value is 5, its basic stuff is molasses; besides these it contains mineral salts and $NH_4OH$ in quantities described in the article.

Besides the rapid growth of the fungi a further advantage of this medium is the possibility of the quick and simple elimination soilings by bacteria.

# Index